Über

Mundhöhlendrüsen

bei

Petromyzonten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

Wilhelm Haack

aus Bremen.

Mit zwei Tafeln.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1903.

Von der Fakultät angenommen am 10. März 1902.

(Sonderdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie« LXXV. Bd. 1. Heft.)

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547018_0154

Von den zahlreichen Speicheldrüsen, die von alten Autoren, wie Meckel, Retzius, Rathke und andern bei Fischen beschrieben worden sind, haben sich infolge neuerer, gründlicher Untersuchungen über den histologischen Bau nicht viele als Drüsen behaupten können.

So beschreibt Rathke beim Karpfen »ein grau-rötliches Organ von weicher gallertartiger Substanz, das sich am Gaumen dicht unter der Mundhöhlenschleimhaut, mit welcher es fest verbunden ist, befindet«. Meckel spricht ihr den Charakter einer Speicheldrüse ab, Owen leugnet die drüsige Natur dieses Körpers. Dasselbe Organ beschreibt Rathke noch beim Hornhecht, Stichling, Wels und der Schmerle. Ellenberger und Hofmeister (15) sagen jedoch, daß es Gefäßdrüsen sind.

Ferner betrachtet Retzius als Speicheldrüse ein bei den Plagiostomen und verschiedenen Knochenfischen, z. B. den Gadiden und den Salmen, zwischen den Muskeln der Unterkiefergegend gelegenes rötliches Organ, nach den Angaben von Stannius und Siebold, Owen, Ellenberger und Hofmeister ist dasselbe jedoch keine Drüse sondern ein Gefäßganglion.

Weiter teilt Meckel uns mit, daß er »eine eigene kleine gelappte, dicht unter der Haut liegende, nur locker mit den benachbarten Teilen verbundene Drüse hinten in der weiten Kiemenöffnung vom »Froschfisch« gefunden zu haben glaubt, welche er als Speicheldrüsen ansieht. Reichel jedoch weist nach, daß diese Drüsen mit dem Verdauungstraktus in keinerlei Beziehung stehen. Der einzige Fall nun, wo wir bei Fischen wirklichen Mundhöhlendrüsen in Gestalt von zusammengesetzten, mehrzelligen Drüsen, welche auch in nahe

Beziehung zum Verdauungstraktus stehen, begegnen, findet sich bei den Petromyzonten. Es wird daher von Interesse sein, zu untersuchen, welche Bedeutung diesen sogar ziemlich voluminösen Gebilden beizulegen ist, denn wie gesagt, man trifft in der Mundhöhle der Fische kein ähnliches Organ an.

Von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Blochmann auf dieses Gebiet hingewiesen, unternahm ich die Untersuchungen dieser Drüsen. Vorliegende Arbeit wurde auf dem hiesigen zoologischen Institute angefertigt. Ich verwandte für meine Untersuchungen *Petromyzon Planeri*, nebst seiner Larve *Ammocoetes*, welcher hier in der Nagold in größeren Mengen vorkommt; *Petromyzon fluviatilis* und *Petromyzon marinus*. Ersteren erhielt ich teils aus Bremen, teils aus Aggerdeich; *marinus* wurde mir aus der Sammlung des hiesigen Instituts bereitwilligst überlassen. *Myxine glutinosa*, welche namentlich als Vergleichsobjekt diente, stellte Herr Professor Dr. Blochmann mir zur Verfügung.

Die Tiere waren in Formol, Zenker, Sublimat-Essigsäure, Alkohol- und Kaliumbichromat-Essigsäure konserviert. Ich habe auch hier die Beobachtung gemacht, daß sich für den feineren histologischen Bau die Konservierung nach Zenker am besten eignet. Waren die Tiere in Kaliumbichromat-Essigsäure konserviert, so war es notwendig, um ein klares Bild zu erhalten, die Schnitte längere Zeit in 1%igem Salzsäure-Alkohol verweilen zu lassen. Es geschah dies, um den durch Chrom entstandenen Niederschlag wieder aufzulösen. Vor dem Färben jedoch mußte man die Säure wieder neutralisieren, dadurch daß man die Schnitte in Brunnenwasser überführte.

Um mich über die Lage der Drüse zu orientieren, machte ich makroskopische Präparate. Wo dies, infolge der geringen Größe des Objektes sehr schwer war, traten Serien von Sagittal- und Quer-Schnitten in Celloidin an ihre Stelle; die Schnitte waren mit Alaunkarmin gefärbt. Für den feineren histologischen Bau kamen Paraffinschnitte zur Anwendung. Die 7,5 μ oder 5 μ dicken Schnitte wurden teils mit Orange-G., teils mit Kongorot gefärbt, letztere Färbung wurde hauptsächlich angewandt, um eventuell eine Ähnlichkeit mit den Fundusdrüsen höherer Wirbeltiere nachweisen zu können. Als Kernfärbung diente stets das Delafieldsche Hämatoxylin.

Bevor ich meine eignen Untersuchungen mitteile, werde ich in folgendem etwas näher auf die Literatur über die Mundhöhlendrüsen der Petromyzonten eingehen.

Schon Home (1) gibt die Drüsen an, da er aber nichts darüber in seinen »Comparative lectures« erwähnt, sondern man sie nur aus seinen Zeichnungen entnehmen kann, so habe ich nicht feststellen können, ob er die Drüsen wirklich erkannt, oder ob auch er wie Rathke (2) den ganzen M. basilaris (Fürbringer) dafür angesehen hat. Eine ausführliche Beschreibung der Petromyzonten gibt dann Rathke (2). In seiner Arbeit »Über den Bau der Pricken für Systematiker« kommt er auch auf die Drüsen zu sprechen. Er beschreibt die Muskulatur der Oberlippe, sowie der Unterlippe als auch den schon erwähnten M. basilaris als Speicheldrüsen. Born (4) war es, welcher bei seinen Untersuchungen über *Petromyzon marinus* die eigentlichen Drüsen erkannte und die Resultate Rathkes widerlegte, da fast sämtliche Forscher, die sich nach ihm mit dem Bau der Petromyzonten beschäftigten, in Bezug auf die Drüsen auf diesen Autor verweisen, so wird es geeignet sein, seine Angaben wörtlich anzuführen:

»In dem breitesten Teile dieses Gebildes«, Born spricht hier von dem von Rathke als Speicheldrüse angesehenen M. basilaris, »findet sich auf jeder Seite ein länglich runder, von oben nach unten etwas zusammengedrückter in der Mitte eingeschnürter Sack, der nach innen und außen an der fibrösen Haut anliegt, nach oben und unten, vorn und hinten, von den Fasern des muskulösen Gebildes umgeben ist.«

»Dieser Sack nun, der eine bräunliche, ziemlich konsistente Flüssigkeit enthält und dessen innere Fläche etwas flockig erscheint, hängt auf keine Weise zusammen mit dem als Speicheldrüse angenommenen Gebilde, sondern die Fasern laufen bloß, da der Sack nach außen seine größte Weite hat, von außen nach innen in einem spitzen Winkel zusammen, so daß sie sich an ihrem inneren Ende fast gegenseitig berühren.«

»Aus diesem Sacke nun entspringt nach vorn, mehr gegen dessen unteres Ende ein ziemlich weiter Kanal, der einige Zeit unter die fibröse Haut, zwischen den Fasern des Muskels versenkt, dann aber frei werdend, von ersterer als Scheide umgeben, sich nach vorn begibt, den platten Zungenknorpel durchbohrt und durch den Unterkieferknorpel in die Mundhöhle tritt, in welche er etwa $1^1/_2$ Linien von der inneren, zusammenhängenden Zahnreihe entfernt, oberhalb und hinter dem zweiten Zahn dieser Reihe einmündet.«

»Nach diesen Untersuchungen also wären bloß die Säcke mit ihren Ausfuhrgängen als speichelabsondernde Organe zu betrachten; die von andern dafür genommenen, an der Lippe befindlichen und

die diesen Sack umschließenden Gebilde bloß Muskeln, von welchen erstere wohl beim Ansaugen, letztere aber bei der Aussonderung des Speichels wirken, was weitere Untersuchungen noch aufklären müssen.«

Nach Born erwähnt Mayer (6) die Drüsen, er bestätigt die Angaben des ersteren, daß in einer ovalen Grube des M. biventer (basilaris) die Drüse liegt, deren Inhalt eine »zähe dickliche Flüssigkeit« darstellt. Über den Verlauf des Ganges sagt er, daß derselbe am Rande des Muskels hinläuft und in der Mundhöhle neben der Zunge und unter derselben von beiden Seiten mündet. Er schreibt dem ganzen M. basilaris die Veranlassung des Ausfließens der Drüsenflüssigkeit zu.

Johannes Müller (5) widerlegt in seiner Abhandlung »vergleichende Anatomie der Myxinoiden« die Angaben Rathkes und bestätigt die Befunde von Born.

Fürbringer (9) stellte genaue, für die vergleichende Anatomie grundlegende Untersuchungen über die Muskulatur des Kopfskelettes der Cyclostomen an und gab eine Bezeichnung der einzelnen Muskeln und Muskelsysteme, der ich mich bei meinen Untersuchungen in Bezug auf die Lage der Drüsen und ihres Ausfuhrganges auch bedienen werde. Im wesentlichen sind seine Resultate dieselben, wie die von Born. Als Neues gibt er an, daß die Drüse eine flachlappige Oberfläche besitzt, daß der Ausführungsgang in seinem vorderen Teile an der Außenfläche des vorderen Abschnittes des M. basilaris, zwischen ihm und dem M. copulo-glossus verläuft und über einen Zweig vom Ramus internus des Trigeminus tretend, auf einer Papille in der Mundhöhle mündet. Diese Papille liegt am vorderen Rande des unteren Ringknorpelabschnittes ventralwärts vom unteren Zungenbogen. Eine speziell der Drüse dienende Funktion, die in der Kompression besteht, schreibt er den Bündeln des M. basilaris in unmittelbarer Nähe des Drüsenkörpers zu.

Alle erwähnten Forscher beschäftigten sich mit der Untersuchung von *Petromyzon marinus* und *Petromyzon fluviatilis*. Schneider (11) ist der erste, der die Drüse bei *Petromyzon Planeri* angibt, er nennt sie Buccaldrüse, erwähnt sie jedoch nur kurz in seiner Abhandlung »Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte«. Er sagt: »Der ventrale Abschnitt des Basilaris enthält die sackförmige Buccaldrüse, welche von einer dünnen Ringfaserschicht umgeben ist.«

Sämtliche anderen Forscher, welche *Petromyzon* untersuchten, gehen entweder auf die Drüse nicht ein oder zitieren einen der oben angeführten Autoren. So geben Vogt und Yung (20) das Resultat

Fürbringers wieder, Oppel (29) stellt in seinem Lehrbuch die Autoren zusammen, welche die Drüse erwähnen.

Alle oben angeführten Forscher bezeichnen die Drüsen als Speichel absondernde Organe, nur Ellenberger und Hofmeister (15) teilen diese Ansicht nicht, sondern sehen in den »Backendrüsen«, wie sie die Organe nennen, Schleimdrüsen. Gegenbaur (30) erwähnt in seiner »vergleichenden Anatomie« Bd. II diese merkwürdigen Gebilde überhaupt nicht.

In folgendem will ich meine eignen Untersuchungen wiedergeben.

Ich werde zunächst auf die Lage der Drüse eingehen und dieselbe von *Petromyzon Planeri*, von *fluviatilis* und zuletzt von *marinus* beschreiben. Alsdann werde ich die Beziehung der Muskulatur zur Drüse und die Entwicklung der letzteren näher erörtern, sowie genaue Angaben über den histologischen Bau, von dem bis jetzt noch nichts bekannt ist, geben. Hierauf werde ich die andre Art der Cyclostomen, die Myxinoiden, in den Rahmen dieser Betrachtungen ziehen und dann auf die histologischen Verhältnisse, namentlich des vorderen Teiles des Darmtractus etwas näher eingehen.

In einem zweiten Abschnitt meiner Arbeit werde ich die physiologischen Versuche mitteilen und zum Schluß eine Zusammenfassung der Resultate des morphologischen und physiologischen Teiles der Arbeit geben.

Petromyzon Planeri.

Im großen und ganzen kann ich die Befunde von Schneider (11), Born (4) und Fürbringer (9), die über die Lage aussagen, bestätigen. Die Drüse tritt stets paarig auf, man findet sie leicht auf Schnitten, dort wo der Nasensack in der Mitte getroffen und das Auge eben angeschnitten ist, sie erstreckt sich dann bis gegen das Ende des Auges. Die Drüse liegt also unter der Augenhöhle und zwar ist sie hier eingebettet in dem, wie Schneider (11) sagt, ventralen Abschnitt des M. basilaris. Sie hat eine Länge von ungefähr 3 mm und einen Durchmesser von 0,5 mm. Was die Form (Fig. 1) anbetrifft, so stellt die Drüse im allgemeinen einen ovalen Sack dar, der im hinteren Drittel von außen nach innen hantelartig eingeschnürt ist. Ungefähr in der Mitte der Drüse wird die Rinne, welche die beiden Basilaris gegen den Zungenstiel bilden, tiefer, der ventrale Abschnitt der Muskeln sondert sich in zwei Teile. Umgeben von der bindegewebigen Fascie, welche diese beiden Abschnitte des Basilaris voneinander trennt, liegt hier die Drüse, sie durchsetzt also den Basilaris vollständig an dieser

Stelle (Fig. 7), während sie in ihrem vorderen (Fig. 2) und hinteren Abschnitte an drei Seiten vom M. basilaris umgeben ist, und nur nach außen hin mit ihrer eignen Muskulatur an die Hauptfascie des Basilaris grenzt.

Der Ausführungsgang der Drüse entspringt am vorderen Drittel ungefähr 0,5 mm von der Spitze der Drüse entfernt auf der Innenseite derselben dorsal, steigt aber noch eine kleine Strecke nach oben an, um dann unter einem Winkel von 45° nach unten zu gehen. Zunächst ist der Gang, eingehüllt in eine Bindegewebsfascie, vollständig von dem Muskel umhüllt, nähert sich aber allmählich der Fascie des Basilaris, und läuft schließlich in derselben bis zur Spitze dieses Muskels. Im Gegensatz zu *Petromyzon marinus*, wie später noch gezeigt werden wird, durchbohrt der Gang hier die Fascie nicht, sondern läuft in derselben (Fig. 3). Nachdem er am Anfang des Basilaris angekommen ist, tritt er hier in das Bindegewebe ein, welches den Zungenknorpel vom Processus spinosus (Fig. 4) trennt, steigt etwas an, um sich sogleich wieder bis zum Grunde der Papille, auf der er mündet, zu senken. Diese durchläuft er in einer doppelten Schlinge und tritt auf der ventralen Seite der Papille in die Mundhöhle (Figg. 5 und 6). Diese Papille liegt dorsal vom zweiten Hauptzahn des Gaumens und zwar etwas nach innen, so daß auf einem Querschnitt die beiden Papillen sich nahezu berühren. Sie liegen also direkt ventral unter der Zunge.

Petromyzon fluviatilis.

Gehen wir nun zu *Petromyzon fluviatilis* über, so werden wir hier nichts anderes erwarten können, da wie SCHNEIDER (11) nachgewiesen hat *Petromyzon Planeri* und *Petromyzon fluviatilis* ein und dieselbe Spezies sind, welche nur an verschiedenen Stellen leben, dieses in Flüssen, jenes in Bächen. Wir finden auch bei *Petromyzon fluviatilis* im M. basilaris, der fast den ganzen Boden der Mundhöhle einnimmt, die Drüse eingebettet. Sie hat hier eine Länge von etwa 7 mm und einen Durchmesser von 3 mm. Auch hier ist die Drüse im hinteren Drittel hantelartig eingeschnürt und wird in der wie bei *Petromyzon Planeri* angegebenen Weise vom M. basilaris eingehüllt. Der Drüsengang entspringt ebenfalls dorsal, läuft dann im Muskel und in der Fascie derselben genau ebenso, wie bei *Petromyzon Planeri*.

Petromyzon marinus.

Bei *Petromyzon marinus* sind die Verhältnisse in manchen Teilen etwas anders. Hier kann ich die Angaben Fürbringers (9) vollauf bestätigen.

Wiederum liegt die Drüse im M. basilaris eingebettet. Sie ist jedoch relativ bedeutend größer im Vergleich mit denjenigen von *Petromyzon Planeri* und *fluviatilis*. Die Drüse hat eine Länge von 2– 3 cm und einen Durchmesser von 1—1,5 cm, sie ist hier nicht eingeschnürt, sondern repräsentierte sich bei den Exemplaren, die ich untersuchte, als ein ovaler, glatter Sack. Ob die Drüse eine flachlappige Oberfläche besitzen kann, wie Fürbringer (9) angibt, werde ich weiter unten näher erörtern. Der Drüsengang entspringt hier im Gegensatze zu den beiden andern Vertretern dieser Abteilung ventral an der Innenseite der Drüse, auch hier etwas einwärts von der Spitze. In geradem Laufe durchsetzt er den Basilaris, durchbohrt die Fascie in der Mitte des Muskels und läuft an der Außenfläche desselben zwischen dem Basilaris und dem M. copulo-glossus obliquus hin, durchbohrt auch nicht, wie Born (4) angibt, den platten Zungenknorpel, sondern läuft in dem Bindegewebe, wie bei *Petromyzon Planeri* und *fluviatilis* nach vorn und mündet auch hier auf einer Papille, die die oben geschilderte Lage ebenfalls hat.

Muskulatur der Drüse.

Was nun die Muskulatur anbetrifft, so habe ich glatte Muskulatur, wie man sie bei andern Drüsen vorfindet, nicht nachweisen können. Durch eine Fascie von den übrigen Muskelfasern des Basilaris abgegrenzt, hat die Drüse ihre eigne, quergestreifte Muskulatur (Fig. 7). Eigentümlich ist die Verteilung derselben. Um diese zu erklären, muß ich den Faserverlauf des Basilaris etwas näher erörtern.

Während im vorderen Teile des Basilaris die Fasern einen teils longitudinalen, teils radiären gegen das Ethmoid und den rhombenförmigen Knorpel gerichteten Verlauf zeigen, sind dieselben namentlich dort, wo die Drüse den ganzen Muskel durchsetzt und diese denselben in zwei Teile sondert, unter einem Winkel von 60° gegeneinander geneigt. Die Funktion dieses Abschnittes des Basilaris ist nun für den Pharynx eine starre, unnachgiebige Wand herzustellen, die beim Ansaugen des Tieres dem äußeren Medium genügend Widerstand zu leisten vermag. Hierdurch wird beim Ansaugen auch zugleich ein nicht unerheblicher Druck auf die Drüse ausgeübt, der in seiner

Hauptsache von innen nach außen wirkt; die Folge ist, daß das Sekret gegen den Boden der Drüse gedrückt wird. Um diesen einseitigen Druck gleichsam zu kompensieren, hat die Drüse eine Ringmuskulatur, die sich namentlich an der Außenseite der Drüse dem Beobachter zeigt, ferner in der ventralen Partie eine mehr längsgerichtete Muskulatur, die höchst wahrscheinlich dazu dient einen gleichmäßigen Druck auf die Drüsenflüssigkeit auszuüben. Die Muskulatur umhüllt die Drüse vollständig im vorderen und hinteren Drittel, im mittleren aber, namentlich dort, wo die Drüse den ganzen M. basilaris durchsetzt, entbehrt die nach dem Zungenstiel gerichtete Seite gänzlich der Muskulatur. Eine glatte Muskulatur habe ich am Ausführungsgange ebensowenig, wie an der Drüse nachweisen können. Er ist nur von einer mehrschichtigen Bindegewebshülle, in der elastische Fasern verlaufen, umgeben.

Entwicklung der Drüse.

Bei *Ammocoetes*, der Larve von *Petromyzon*, findet man die Drüse nicht, sie ist also nur charakteristisch für das geschlechtsreife Tier. Durch die entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von SCHNEIDER (11), NESTLER (19) und andern ist es klar gelegt worden, daß die Muskeln der Zunge aus dem Gewebe entstehen, welches sich am Grunde des großen Tentakels befindet. Letzterer hat seine Lage am Boden der Mundhöhle und zwar am Ende der Mundleiste. Es ist daher schon von vornherein anzunehmen, daß in dieser Gegend aus dem Epithel der Mundhöhle die Drüse entsteht. Schon lange bevor in dem umliegenden Gewebe eine Differenzierung sich bemerkbar macht, sieht man bei einem Übergangsstadium am Grunde des Tentakels auf beiden Seiten desselben sich die Zellen der Epidermis anhäufen und in das umgebende Gewebe hineinwandern. Sie breiten sich hier als eine Art Wucherung aus, bis sie an das Ende der Augenhöhle gelangt sind, wo sie einen ovalen Komplex bilden. Da ich infolge der Seltenheit des Materials die aufeinander folgenden Übergangsstadien von *Petromyzon Planeri* nicht habe erhalten können, so muß ich in Bezug auf die Beobachtung, daß in diesem Zellhaufen eine Höhlung entsteht auf NESTLER (19) verweisen. Die Drüse entsteht also wie der Nasensack und das Zentralnervensystem als solider Zellstrang, der erst später durch Resorption einer Anzahl von Zellen eine Höhlung erhält. Hieraus geht hervor, daß die Drüse zunächst einen Sack mit glatter Oberfläche und langem Ausführungsgang darstellt, es ist die einfachste Form einer tubulösen Drüse. Sieht man

nun diese Drüse auf Querschnitten, welche ich von jungen Tieren, diese waren im Oktober konserviert, anfertigte, so fällt es dem Beobachter auf, daß das Drüsenepithel nicht überall gleich ist. Im ventralen Teil der Drüse sieht man das für die Drüse charakteristische Cylinderepithel, während im dorsalen Teil, namentlich an der Seite, die nach dem Zungenstiel hin liegt, das Epithel mehr einen plattenförmigen Charakter zeigt, wie es sich in der Mundhöhle vorfindet. Zunächst drängte sich mir die Frage auf, ob es sich nicht etwa um zwei Arten von Zellen handeln könne, da die Drüse auch, wie ich in der Darstellung meiner physiologischen Versuche noch zeigen werde, zwei Arten von Sekret enthält. Bei älteren Tieren, die ich im Anfang Januar konservierte, sah man jedoch in der Drüse überall das charakteristische Cylinderepithel. Hieraus geht hervor, daß das Wachstum der Drüse nicht abgeschlossen ist, sondern auch noch während der Entwicklung des jungen *Petromyzon* zum geschlechtsreifen Tier weiter vor sich geht.

So kann man sich auch erklären, daß man bei einem geschlechtsreifen, ausgewachsenen Tier ein ganz andres Querschnittsbild der Drüse erhält, als bei einem jungen, das eben die Metamorphose beendet hat.

Ein solches Bild zeigt einen einfachen Hohlraum, wie aus Fig. 7 zu ersehen ist. Bei älteren Tieren jedoch vergrößert sich die Drüsenoberfläche. Beugen sich nun diese Falten gegeneinander, so entstehen einzelne vom Hauptlumen abgesonderte Bezirke (Fig. 8). Wenn die Trennung in einzelne Abschnitte auftritt, so können einige derselben sich weiter entwickeln, größer werden und so ein flachlappiges Aussehen der Drüse hervorrufen, jedoch wird dies nur bei ganz alten Tieren der Fall sein. Bei Exemplaren von *Petromyzon fluviatilis* und *marinus* habe ich dies nicht feststellen können, jedoch bei *Petromyzon Planeri* war es der Fall. So mag auch FÜRBRINGER (9), der diese Angaben von *marinus* gibt, recht haben.

Histologischer Bau.

Meine Untersuchungen über den histologischen Bau dieser Drüsenorgane beziehen sich namentlich auf *Petromyzon fluviatilis*, da ich von diesem Material eine genügende Menge besaß. Von *Petromyzon Planeri* konnte ich, weil wegen der geringen Größe der Drüse ein Herauspräparieren sehr schwer war, nicht genügend dünne Schnitte durch den ganzen Kopf des Tieres machen. *Petromyzon marinus* stand mir nur als Formolmaterial zur Verfügung, da die ganzen Tiere in Formol konserviert waren, so war die Flüssigkeit nicht schnell

genug eingedrungen und in den Drüsen war schon Selbstverdauung eingetreten. Immerhin konnte ich in beiden Fällen feststellen, daß keine wesentlich verschiedenen Zustände hier vorlagen, wenn man von der Größe des Epithels absieht. Da beim Töten der Tiere durch Zerstörung des Gehirns und Rückenmarks eine sehr starke Reizung der Nerven eintritt, die sich natürlich auch auf die Drüse erstreckt, so sieht man auf Schnitten von derartig präpariertem Material nur sekretleere Zellen. Um diese im sekretvollen Zustand also in der Ruhe zu erhalten, tötete ich die Tiere durch Ersticken, und erhielt so das Gewünschte.

Was nun den histologischen Bau anbetrifft, so haben wir es hier mit sehr einfachen Verhältnissen zu tun. Die Drüse besitzt ein ausgesprochenes Zylinderepithel (Figg. 9 und 10); wenn man von den oben erwähnten plattenförmigen Zellen in den Organen junger Tiere absieht. Die Basis der Zelle sitzt auf einer im Verhältnis zur äußeren Haut und zum Gange feinen Basalmembran, Membrana propria. Die Zellen haben bei älteren Tieren eine Höhe von 50—60 μ und eine Breite von 5—6 μ. Ungefähr in der Mitte etwas gegen die Basis hin liegt der Kern, er hat eine ovale Form und zeigt das typische Verhalten der Kerne von Drüsenzellen. In der Mitte des Kerns, in einem ziemlich groben Gerüst von Chromatin liegt das Kernkörperchen. Letzteres ist stets in der Einzahl vorhanden. Die Oberfläche der Zelle wird von einem Cuticularsaum dargestellt, welcher manchmal gestrichelt erscheint. Hierin kann man noch eine nahe Beziehung zum Mundhöhlenepithel sehen. Außer dem Kern bemerkt man noch zwei verschiedene Stoffe im Zellleibe, einmal schon bei geringer Vergrößerung ins Auge fallende, dunkelbraune Körner, die ausschließlich ihre Lage zwischen Kern und Oberfläche der Zelle haben (Fig. 9) und dann, im ganzen Zellleibe zerstreut, Anhäufungen von kleinen Sekretkörnchen (Fig. 10). Was sind nun diese Körnchen, sind sie als Sekretkörnchen oder Tröpfchen vorhanden oder aber sind sie infolge des Einflusses der Konservierungsflüssigkeit entstanden? Die Frage, ob wir es in den Drüsenzellen in Betreff der Körnchen oder Tröpfchen mit Kunstprodukten zu tun haben, ist seit langem ein kritischer Streitpunkt. Der erste Forscher, der sich mit dem feineren Bau der Drüsen beschäftigte, war Malpighi, er war der erste, welcher einen Versuch machte, die Sekretion in den Drüsenzellen zu erklären, obwohl seine Annahme falsch ist, so ist es doch sein Verdienst, auf diese Frage hingewiesen zu haben. Der Hauptpunkt seiner Lehre war, daß die Drüsenacini in offener Kommunikation mit

den feinsten Arterienzweigen ständen. Mit Hilfe von Injektionen wiesen aber dann Mascagni, Huschke und Weber nach, daß die Röhrchen alle blind geschlossen seien. Die Arbeiten von Johannes Müller riefen eine neue Periode in der Lehre von den Drüsen ins Leben.

Indem dieser Forscher sein Augenmerk auf die Drüsenwandung richtete, wies er darauf hin, in wie auffallender Beziehung das Drüsenepithel zum Epithel der Schleimhäute stehe. Die Zellen ließ er jedoch im Sekret entstehen. A. von Kölliker zeigte dann, daß die Bläschen der Speichel- und Schleim-Drüsen von einem Epithel ausgekleidet werden, »dessen Zellen von Fett und öfters auch von Pigmentkörnchen durchsetzt seien«. Von dieser Entdeckung Köllikers an, schenkte man den Körnchen mehr Beobachtung, wies sie in fast allen Zellen des tierischen Körpers nach und zeigte in einer Reihe von Untersuchungen, daß in den Körnern der Zellen der Ort zu sehen ist, wo das Sekret seinen Ursprung nimmt, namentlich entsteht es in den Granulis, die in der Umgebung des Kerns liegen. Was nun die weitere Sekretion anbetrifft, so möchte ich die Befunde Solgers (23) anführen. Er sagt: »Das Sekretionsmaterial tritt zunächst in kleinen Tropfen oder Körnern auf, die in gewissen Reagentien sich fixieren lassen; indem mehrere dieser Vorstufen zu einem größeren Tropfen zusammenfließen, erleidet ihre Substanz eine Änderung, die an frischen Präparaten nicht, wohl aber am fixierten Objekt zu erkennen ist, sie löst sich in der fixierenden Flüssigkeit und so entsteht eine rundliche Lücke.« Die Körnchen sind also wirklich in der Zelle vorhanden und setzen das weiter unten zu besprechende Sekret zusammen. Ich wende mich jetzt zu den schon vorher erwähnten größeren dunkelbraunen Körnern. Es fiel mir auf, daß auf allen Schnitten, die von verschieden konserviertem Material angefertigt wurden, die Körner immer dasselbe Aussehen und dieselbe Lage besaßen, auch nahmen sie keine Färbung an; mit den verschiedenen Farbstoffen, die ich anwandte, wie Hämatoxylin, Orange-G., Säurefuchsin, Kongorot, Eosin, erzielte ich keine Wirkung. Immer zeigten die Körner dasselbe Aussehen, wie gesagt, dunkelbraun, sie sind es auch, welche der Sekretflüssigkeit diese wohl nur für die Drüse der Petromyzonten charakteristische Farbe verleihen. Sie sind also als Pigmentschollen zu betrachten.

Auf die feine Membrana propria folgt nach außen von der Drüse eine Bindegewebsschicht, die zum großen Teile aus elastischen Fasern besteht und in der zahlreiche Blutgefäße verlaufen.

Ich wende mich nun zum Epithel des Drüsenganges (Fig. 11). Erinnert schon das Epithel der Drüse selbst an das Mundhöhlenepithel, so tut dies in noch viel größerem Maße das Epithel des Ganges. Auf einer ziemlich derben Basalmembran ruhen hier die Zellen in Form von plattenartigen Gebilden. Das Epithel ist zweischichtig, die obere Zellschicht ist mehr polygonal, während die andre abgeplattet erscheint. Die Zellen haben durchweg eine Höhe von 5—7 μ. Der Form der Zellen entsprechend sind auch die Kerne gestaltet, während die unteren mehr länglich sind, haben die oberen eine mehr ovale Gestalt. Stets ist nur ein Kernkörperchen vorhanden. Die Oberfläche der Zellen wird von einem feinen Cuticularsaum begrenzt, der auch gestrichelt und an seiner Oberfläche fein zackig erscheint. Der Inhalt der Zelle ist stark körnig, doch nimmt diese nicht an der Sekretion teil.

Auf die Basalmembran folgen zwei bis drei Schichten von Bindegewebe, hauptsächlich in Gestalt von elastischen Fasern. Auch hier habe ich keine glatte Muskulatur nachweisen können, sie fehlt also vollständig. Dies ist verständlich, wenn man bedenkt, wie die Drüse in der Muskulatur eingebettet liegt, wo jede Kontraktion des Muskels eine Bewegung der Drüsenflüssigkeit veranlaßt. Der Gang mündet, wie oben schon gezeigt, auf einer Papille. Diese besteht aus drei Lappen, einem dorsalen, einem medialen und einem ventralen. Auf der Unterseite dieses ventralen Lappens, der der größte ist, befindet sich die Mündungsstelle des Ganges. Die ganze Papille besitzt im Verhältnis zur anliegenden Mundhöhlenepidermis ein aus zahlreichen Schichten zusammengesetztes Epithel. Der ventrale Lappen hat in dieser Beziehung das höchste Epithel. Sinneszellen kommen auch hier, wie in der ganzen Mundhöhle, nur äußerst selten vor.

Nachdem ich die Drüsen der Petromyzonten untersucht hatte, war es naheliegend, auch die Myxinoiden hierauf hin zu untersuchen. Zu diesem Zwecke fertigte ich eine Serie von Querschnitten durch den Kopf an, es zeigte sich, daß eine Drüse nach Form derjenigen von *Petromyzon* nicht vorhanden sei. Betrachten wir jedoch den vorderen Teil des Darmtractus von *Myxine*, so finden wir, daß sich hier im Gegensatze zu *Petromyzon* zahlreiche einzelne Drüsen vorfinden. Es wird daher hier von Interesse sein auf diese Verhältnisse näher einzugehen.

Die ersten Untersuchungen über die Histologie des Darmkanals, sowie überhaupt über *Myxine* machte Johannes Müller, doch sagte er über den feineren Bau der Darmwindung nichts, Leydig sprach

dem Darm der Myxinoiden überhaupt die Drüsenzellen ab. Genaueren Aufschluß über diese Verhältnisse verdanken wir Schreiner (33). In seiner Arbeit: »Zur Histologie des Darmkanals bei *Myxine glutinosa*« p. 5 sagt er: »Der Digestionskanal verläuft bei *Myxine* in einer fast geraden Linie von der Mundöffnung bis zur Kloake. Er zerfällt nach seinem anatomischen Bau in vier Abteilungen: 1) die Mundhöhle, 2) die Speiseröhre, 3) den eigentlichen Darm, 4) den ektodermalen After mit der Kloake. Das Epithel der Mundhöhle ist mehrschichtig, das Protoplasma der obersten Zellenreihen wird von Schleimfarben gefärbt. Die basalen Zellen sind klein, polygonal, zwischen ihnen kommen größere Schleimzellen vor, die den Schleimzellen in der Epidermis ganz ähnlich sind, Körnerzellen kommen dagegen nicht vor. Das Epithel der Mundhöhle geht hinter der Öffnung zum Nasengaumengang in Höhe mit dem vordersten Teil des Schlundsegels über in das Epithel der Speiseröhre.« Diese Resultate über das Mundhöhlenepithel kann ich bestätigen, ich möchte nur noch hinzufügen, daß die polygonalen Zellen aus zwei Arten von Zellen bestehen. Diese unterscheiden sich namentlich durch die Form ihrer Kerne. Die einen zeigen das typische Verhalten eines Kerns mit einem Kernkörperchen, während die andern einen sichelförmigen kompakt erscheinenden Kern besitzen. Die Gestalt dieser Zellen ist nicht polygonal, sondern becherförmig. Ich halte sie für Becherzellen, also Schleimzellen, wie man sie vielfach findet. Schreiner sagt dann weiter: »Die Speiseröhre ist der dünnwandige Teil des Digestionskanals, der sich bis zur Cardia hinab erstreckt. Die weiße, innere Oberfläche der Speiseröhre ist der Länge nach gefaltet, Querfalten sind nicht vorhanden. Das Epithel der Schleimhaut besteht aus vier Zellarten, einem indifferenten mehrschichtigen Basalepithel, den Schleimzellen und den Körnerzellen.«

Diese letzteren kommen hier wesentlich in Betracht. Auch ich habe gefunden, daß in dem von Schreiner als Speiseröhre bezeichneten Abschnitt nur Längsfalten vorhanden sind, nie Querfalten. Die Speiseröhre stellt von der Spitze an bis zum Beginn der Kiemen, dieser Teil entspricht bei *Petromyzon* dem Schlunde, ein sich allmählich verengerndes Rohr dar. Die Längsfalten, die im Anfang sehr hoch sind, nehmen allmählich ab, ebenso wird das Epithel niedriger. In diesen Falten nun, etwa von der Mitte an, liegen vorzugsweise ventral, namentlich am Grunde derselben, die Körnerzellen. Nach Schreiner stimmen diese Zellen im Bau ganz mit den entsprechenden Gebilden der Epidermis überein. Von diesen sagt er, daß sie

ihren Namen eigentlich mit Unrecht führen, da ihr Inhalt nicht aus Körnern, sondern aus fein zusammengefalteten Drähten bestehe. Ob es wirklich Drähte sind, kann ich nicht bestätigen, da ich nur konserviertes Material zur Verfügung hatte. Darauf möchte ich aber hinweisen, daß es keineswegs ein einziger zusammengefalteter Faden ist, sondern daß der Inhalt der Zelle aus zahlreichen kleinen Fädchen besteht. Auch darf man sie nicht als ähnliche Gebilde betrachten, wie die für die Myxinoiden charakteristischen Schleimsäckchen. Die Lage der Körnerzellen, namentlich der Umstand, daß sie nach der Cardia zu verschwinden, macht es wahrscheinlich, daß sie ähnliche Gebilde sind, wie die Drüsenzellen im Ösophagus von *Ammocoetes*, auf die ich gleich näher eingehen werde.

Ob auch bei den außereuropäischen Formen der Cyclostomen, *Geotria*, *Velasia* und *Mordacio*, Mundhöhlendrüsen sich vorfinden, habe ich nicht feststellen können, da mir kein Material zur Verfügung stand, und auch über die Verhältnisse des Verdauungstractus nichts Näheres bekannt ist.

Digestionskanal.

Wenn ich etwas näher auf die histologischen Verhältnisse des Digestionskanals eingehe, namentlich des vorderen Teils desselben, so geschieht dies hauptsächlich infolge der merkwürdigen Drüsenkomplexe im Kiemendarm von *Petromyzon* und im Ösophagus von *Ammocoetes*.

Die Histologie des Darmkanals ist vielfach untersucht und genau beschrieben worden, so daß ich mich hauptsächlich auf die Resultate der Autoren beziehen kann. Wie bekannt, besteht der Darmtractus von *Petromyzon* aus fünf Abteilungen, der Mundhöhle, dem Pharynx, dem Schlunde, dem Darm und dem Afterdarm. Wenden wir uns zum Mundhöhlenepithel; die Barteln, sowie die Hornzähne lasse ich außer Betracht, da sie nicht in den Bereich dieser Untersuchungen gehören. Die Epidermis besteht aus vielen Schichten, die wie die der Haut angeordnet sind. Auf der Basalmembran ruhen cylinderförmige Zellen, während die oberen Schichten sich immer mehr polygonal gestalten, bis sie in einer ziemlich derben Cuticula endigen. Jede Zelle der obersten Lage scheidet ihre Cuticula aus, die sehr schwach gestrichelt erscheint, die Andeutung einer ehemaligen Bewimperung. Die für die äußere Haut charakteristischen Zellen, die Körner-, Schleim- und Keulenzellen sind hier nicht vorhanden, ebenso fehlt die Pigmentschicht. Charakteristisch ist jedoch die Gestalt der Kerne

in den verschiedenen Zellschichten (Fig. 12). Während diejenigen der unteren Schichten das gewöhnliche Aussehen zeigen, haben die Kerne der oberen sichelförmig angeordnetes, kompaktes Chromatin, sie färben sich mit Schleimfarben, außerdem sieht man auf dem Cuticularsaum ein feines schleimartiges Gerinnsel liegen. Diese Zellen vertreten also die Stelle von Schleimzellen. Sinneszellen habe ich nur äußerst selten getroffen, ich kann die Annahme von Vogt und Yung (20), daß sie sich häufiger in der Mundhöhle als auf der äußeren Haut vorfinden, nicht bestätigen.

Auf die Mundhöhle folgt der Pharynx, dieser erstreckt sich vom Vorderende des Zungenstempels bis zur Orbitalregion. Es ist ein enger Kanal, der sich hart an die Schädelbasis anlegt. Nach Langerhans (14), Vogt und Yung (20) ist der Kanal von einem zweischichtigen Epithel ausgekleidet, bei *Petromyzon Planeri* ist dies der Fall, bei *Petromyzon fluviatilis* jedoch habe ich dies nicht feststellen können, sondern ich sah immer, daß ein mehrschichtiges Epithel (Fig. 13) vorhanden ist. Die Zellen sind am Grunde wieder cylindrisch und nach oben hin abgeplattet, ihre Kerne jedoch zeigen immer denselben Bau, niemals den der oberen Schichten der Mundhöhle, der Cuticularsaum der Zellen ist hier deutlich gestrichelt. Sinneszellen treten auch nur sehr wenig auf.

An seinem hinteren Ende mündet der Pharynx in zwei Hohlgänge, den dorsal verlaufenden Ösophagus und den darunter liegenden Wassergang. Der Ösophagus bildet sich, wie Nestler (19) nachgewiesen hat, an der dorsalen Leiste des Kiemendarmes von *Ammocoetes* als ein massiger Wulst. Der Schlund stellt einen engen Kanal dar, welcher im Innern Längsfalten zeigt, das Epithel besteht aus Cylinderzellen, die keine Wimpern tragen.

Der Wassergang entspricht dem ventralen Teile des Ösophagus von *Ammocoetes*, ich muß daher auch auf diese Verhältnisse näher eingehen. Rathke (2, 3), Schneider (11) und Langerhans (14) geben eine ausführliche Beschreibung des Darmtractus, der ich nichts hinzufügen kann. Der vordere Teil des Digestionskanals besteht aus Mund-, Rachen- und Kiemenhöhle. Letztere zeigt ein interessantes Verhalten, insofern als sich hier namentlich an der dorsalen Wand und am Grunde der Kiemenblätter jene eigentümlichen Drüsenbildungen vorfinden, die ich oben schon erwähnt habe. Diese Organe wurden zuerst von Nestler (19) und Alcock (25, 26) beschrieben. Vor diesen Forschern entdeckte F. E. Schulze (17) gleiche Gebilde in der Gaumenschleimhaut von Batrachierlarven. Um die Drüsen

von *Petromyzon* und *Ammocoetes* mit diesen Gebilden vergleichen zu können, will ich kurz die Resultate Schulzes rekapitulieren.

Über die Lage sagt der Forscher folgendes: »Einen gänzlich andern Charakter nimmt nun aber das Epithel in jener halbmondförmigen hinteren Region des Rachenhöhlendaches an, welches ich als Hinterfeld bezeichnet habe, und welches sich schon für das unbewaffnete Auge durch den Mangel der Papillen, eine mehr gelblichgraue Farbe, sowie die feinpunktierte Oberflächenbeschaffenheit ihrer konkaven vorderen Randpartie scharf von der vorliegenden Gegend abhebt.«

»Zu meinem Erstaunen fand ich hier in dem plötzlich auf das vierfache und mehr erhöhten Epithel ein reich entwickeltes System mehrzelliger Drüsen, welche von allen sonst bei Wirbeltieren bekannten mehrzelligen Drüsen dadurch wesentlich abweichen, daß sie nicht in die bindegewebige Grundlage eingebettet, sondern durchaus auf das Epithel beschränkt sind, ein Verhalten, welches bisher nur bei Wirbellosen oder von isoliert stehenden einzelligen Drüsen, wie den Becherzellen der Wirbeltiere, bekannt war.« Die histologischen Befunde, die auch ich an Präparaten, die der Sammlung des Herrn Professor Dr. Blochmann entstammen, bestätigen kann, sind folgende: Die Drüsenkomplexe haben die Gestalt einer Birne, die den Drüsenkörper bildenden Elemente sind Prismen, welche sich an ihrem oberen Ende verjüngen. Im unteren Drittel der Zelle liegt der Kern. Über die Wandung der Zelle sagt Schulze: »während sich an dem basalen und mittleren Teile des Zellenleibes keine deutliche, d. h. auch gegen den Zellinhalt scharf abgesetzte Membran wahrnehmen läßt, erscheint an dem ziemlich scharf abgesetzten äußeren Drittel eine doppelt konturirte, röhrenförmige Membran sehr deutlich ausgebildet, welche, abgesehen von dem gänzlichen Fehlen der Ausbauchung, einigermaßen an den von mir früher als Theca bezeichneten Endteil der Becherzellen erinnert, und daher auch hier mit dem gleichen Namen bezeichnet werden mag«. Die Zellen haben eine Breite von 3—5 μ, ihre Höhe wechselt. »Diese sogearteten Drüsen befinden sich nun in verschiedener Größe und Reichlichkeit in dem ganzen vorderen Randteil des halbmondförmigen Hinterfeldes. Sie bilden hier eine dicht hinter dem Anheftungsgelenke des Ceratohyoids jederseits beginnende und medianwärts bis zum Ösophaguseingang reichende 2 mm breite Zone, welche durch stärkere Aufwulstung und feine Punktierung sich mit einer schon für das unbewaffnete Auge leicht

erkennbaren Grenze besonders scharf gegen die davor gelegene Partie des Rachenhöhlendaches absetzt.«

Ganz ähnliche Organe finden sich nun im Kiemendarm resp. im Ösophagus von *Petromyzon* und *Ammocoetes*. Bei letzteren ist wohl die Ähnlichkeit am weitesten durchgeführt. Nestler und Alcock beschreiben diese Zellen von *Ammocoetes* unabhängig voneinander, das Verdienst, auf die Ähnlichkeit jener Drüsen mit den Schulze-schen Organen hingewiesen zu haben, gebührt S. Mayer (21). Nach ihm erwähnt sie Schaffer (22), welcher uns zugleich eine genaue Darstellung des Epithels des Kiemendarmes gibt.

Auf die näheren Verhältnisse dieses Darmabschnittes gehe ich nicht ein, sondern will sofort den Bau der Drüsen näher erörtern. Die äußere Kiemenöffnung führt in eine Rinne, die ihrerseits in die Vorkammer der Kiementasche übergeht. Am Rande der Öffnung wandelt sich das Epithel der äußeren Haut allmählich in ein Plattenepithel um. Dorsal und ventral in der Vorkammer wird das Epithel wieder höher, und es zeigen sich unter den andern Zellen Drüsenzellen von prismatischer Gestalt. Diese Zellen treten an der lateralen Wand, wie Schaffer zeigt, einzeln auf, mehren sich jedoch bald und bilden eigentümliche Gruppen. Solche Gruppen findet man in der Vorkammer, an der Basis der Kiemenblätter und an der dorsalen Wand des Ösophagus. Zwischen je zwei Drüsenknospen, die in der Regel aus sechs, manchmal auch mehr Zellen zusammengesetzt sind, schieben sich Zellen ein, welche den Deckzellen angehören und bilden so gleichsam eine Scheidewand zwischen den einzelnen Drüsenorganen. Wie bei *Pelobates fuscus* neigen sich die Zellen gegeneinander, und die Oberfläche hat die Form eines flachen Tellers.

Die Drüsen im Kiemendarm von *Petromyzon* verhalten sich in manchen Teilen anders.

Während man bei *Ammocoetes* nur in dem Gang, der zur Kiementasche führt, einzellige Drüsen findet, im übrigen aber immer jene zusammenhängenden Komplexe sieht, kommen bei *Petromyzon* am Grunde der Kiemenblätter alle Übergangsformen in betreff der Zahl der zusammenstehenden Zellen vor. Man kann einzellige Drüsen beobachten, und Komplexe, die aus zwei, drei und mehreren Zellen bestehen, ich zählte bis zu acht (Fig. 14, 15, 16). Auch im Bau sind die Zellen sehr verschieden, namentlich der Kern zeigt ein gerade entgegengesetztes Verhalten. Während der Kern bei den Drüsen von *Ammocoetes* vollständig kompakt erscheint und keine Sonderung in Chromatinfäden und Kernkörperchen erkennen läßt, wie dies bei den

umliegenden Deckzellen der Fall ist, so sieht man in den Drüsenzellen von *Petromyzon* einen Kern, der im Gegensatze zu dem der benachbarten Zellen heller erscheint. Der Hauptunterschied aber liegt darin, daß die Zellen von *Ammocoetes* nach der Sekretion bestehen bleiben, während die von *Petromyzon* zerfallen. Man sieht nämlich, wenn eine Drüsenzelle sich entleert, daß in der Umgebung des Kerns ein heller Hof entsteht, dieser wird immer größer, bis zuletzt der ganze Inhalt nach außen getreten ist. Daß hier wirklich eine stetige Erneuerung der Zellen vor sich geht, dafür spricht, daß man in den umliegenden Zellen solche findet, die sich zu Drüsenzellen umwandeln, ferner kann man oft Mitosen am Grunde des Epithels wahrnehmen.

Eine wichtige Bedeutung wurde diesen Drüsen von *Petromyzon*, *Ammocoetes* und *Pelobates fuscus* zu teil, indem S. Mayer (21) sie als Belege für die von Leydig begründete Lehre, daß die Sinnesknospen phylogenetisch aus Drüsenzellen hervorgegangen seien, gebrauchte. Leydig hat es oft versucht, die Sinnesknospen, wie sie namentlich in den Seitenkanälen der Fische vorkommen, die Sinnesorgane des sechsten Sinnes, wie der Forscher sie nennt, in bezug auf die Drüsen zu bringen, ohne jedoch ein befriedigendes Resultat zu erhalten. S. Mayer nun suchte diese Theorie durch die eigentümlichen Gebilde von *Ammocoetes*, *Petromyzon* und *Pelobates* weiter auszubauen, indem er diese intraepithelialen Drüsen als die Vorläufer der knospenartigen Geschmacks- und Sinnesorgane ansieht. Schaffer nun weist nach, daß diese beiden Arten von Organen nichts miteinander zu tun haben, daß sie nicht auseinander hervorgegangen sind. Diese Ansicht von Schaffer wird auch jetzt wohl allgemein anerkannt.

Physiologische Untersuchungen.

Der zweite Teil meiner Arbeit wird sich auf die physiologchemische Bedeutung dieser Drüsen erstrecken.

Um die Physiologie dieser Drüsen zu erkennen, stellte ich zwei verschiedene Reihen von Versuchen an. Die erste diente dazu, den sauren oder basischen Charakter festzustellen, die zweite waren Verdauungsversuche.

Indem ich auf die Drüsenflüssigkeit die Reaktion mit Lackmußpapier anstellte, fand ich, daß das Sekret einen schwach sauren Charakter zeigte. Die Verdauungsversuche führte ich analog den Versuchen mit den Drüsensekreten höherer Wirbeltiere aus, indem

ich das Ferment der Drüsen mit Glyzerin, Salzsäure 4‰, oder 10% Sodalösung auszog. Nachdem ich mich überzeugt hatte, daß auch bei gewöhnlicher Temperatur eine Verdauung eintrat, führte ich die Versuche im Wasserbade von konstanter Temperatur (28°—30°) aus. Es geschah dies, um die geringe Menge des Fermentes, welches ich aus den relativ kleinen Drüsen nur erhalten konnte, wirksamer zu machen.

Angeregt durch die Versuche von Alcock bei *Ammocoetes*, stellte ich noch solche mit den Fermenten der Drüsen des Kiemendarms und des Darms, sowie der äußeren Haut von *Petromyzon fluviatilis* an. Ferner wurde auch der Kontrolle halber ein solcher Versuch mit Muskelfleisch gemacht, welcher jedoch, wie von vornherein auch anzunehmen war, resultatlos verlief, d. h. keine verdauende Wirkung zeigte.

Wie oben in der Besprechung der Literatur schon erwähnt wurde, haben fast alle Forscher die Drüse für eine wirkliche Speicheldrüse angesehen, nur Ellenberger und Hofmeister (15) bezeichnen sie als Schleimdrüsen. Bei den mikroskopischen Bildern der Drüse fiel es mir auf, daß sich die Zellen nicht wie die Schleimzellen z. B. der äußeren Haut färbten. Um hierüber genauer Aufschluß zu erhalten, wandte ich die spezifisch Schleim, also Mucin, färbenden Farbstoffe, wie Thionin und Methylenblau an, jedoch ohne Erfolg. Die Drüse ist also keine Schleimdrüse. Da die Mundhöhle und der Ösophagus, wie ich im morphologischen Teil meiner Arbeit gezeigt habe, der Drüsen vollständig entbehren, so kam ich auf den Gedanken, daß man es hier mit einer Eiweiß verdauenden Drüse zu tun habe. Zu diesem Zwecke stellte ich die physiologischen Versuche an, welche im Reagenzrohr ausgeführt wurden. Dieselben hatten bei dem mit Salzsäure ausgezogenen Ferment den gewünschten Erfolg, das Eiweiß wurde verdaut. Der Kontrolle halber wurden Versuche mit Salzsäure und Fibrin im Bade ausgeführt, um die Einwirkung von Salzsäure auf Fibrin zu zeigen. Das Resultat jedoch war von den ersten Versuchen grundverschieden. Die basische Lösung, sowohl wie die auf ein diastatisches Ferment prüfenden Versuche zeigten nichts. Ich habe also weder ein diastatisches noch ein dem Pankreas ähnliches Ferment nachweisen können. Hieraus geht hervor, daß die Drüse eine reine Eiweißdrüse ist, ihr Ferment hat also einen pepsinartigen Charakter.

Dies Ferment entsteht voraussichtlich aus dem feinkörnigen Material, welches im ganzen Zellleibe liegt und manchmal die Bildung

von Sekrethäufchen zeigt. Die Körner, welche das Volumen der Zelle zwischen Kern und Oberfläche ausfüllen und einen kristalloiden Charakter zeigen, sind, wie oben schon erwähnt, Pigmentschollen, daß ihnen jedoch nur die Bedeutung beizulegen ist, dem Drüsensekrete die Farbe zu verleihen, glaube ich nicht, was jedoch dieses Sekret vorstellt habe ich nicht nachweisen können. Ich dachte zunächst, auch wegen der Mündung der Drüse, an Gift. Um die Wirkung auf lebende Organismen zu sehen, injizierte ich mit der in Wasser extrahierten Drüsenflüssigkeit die Lymphherzen von Fröschen. Die Tiere verhielten sich jedoch ganz ruhig, die Injektion belästigte sie nicht im geringsten. Hieraus geht hervor, daß das Sekret nicht giftig ist. Von Interesse ist es auch, zu sehen, daß in einem Zellleibe beide Arten von Sekret entstehen, zwar nicht gleichzeitig, sondern während die eine Zelle dies Ferment bereitet, stellt die andre jenes dar, während in den Drüsen höherer Wirbeltiere, die ein zweifaches Ferment absondern, auch zwei Arten von Zellen sich vorfinden.

Die zweite Reihe meiner physiologischen Verdauungs-Versuche bezieht sich auf die Drüsen im Kiemendarm von *Petromyzon*. Dieselben Versuche stellte Alcock mit dem Ösophagus von *Ammocoetes* an.

Der erste Forscher, der sich über die Herkunft und die Beschaffenheit des Sekretes des Kiemendarmes von *Petromyzon* und des Ösophagus von *Ammocoetes* äußert, ist Nestler, jedoch läßt er es unentschieden, ob der Schleim das Sekret dieser Drüsen darstelle, oder ob er einer allmählichen, oberflächlichen Zerstörung der gesamten Oberhaut seinen Ursprung verdankt. Alcock nahm infolge ihrer physiologischen Versuche, durch welche sie nachwies, daß ein pepsinartiges Ferment im Ösophagus von *Ammocoetes* vorhanden sei, diese Drüsen als Eiweißdrüsen in Anspruch. Schaffer (22) dagegen bezeichnet sie als Schleimdrüsen, er sagt: »Darüber kann jedoch kein Zweifel sein, daß es sich um typische regelmäßig secernierende Schleimzellen handelt, welche in ihrer reichlichen Entwicklung eine eminente Schutzeinrichtung für die Kiemenhöhle bilden, indem sie eine schützende Schleimhülle für die Schleimhaut liefern.«

Diese beiden Annahmen, daß es sich um Eiweißdrüsen und um Schleimdrüsen handele, können mit Recht bestehen bleiben. Es fiel mir nämlich auf, daß an einigen Stellen, namentlich am Grunde der Kiemenblätter, die Drüsen mit Hämatoxylin sich blau färbten, während sie an der dorsalen Wand des Kiemendarmes, namentlich am Anfang desselben, sowie in den Vorkammern Orange-G. aufnehmen. Zunächst

dachte ich an einen Zufall, aber mit Hilfe der spezifischen Schleimfarben, wie Thionin und Methylenblau, erhielt ich dieselben Resultate. Hieraus geht hervor, daß wir in diesen Drüsen zwei verschiedene Abteilungen unterscheiden müssen, diejenigen, welche wie Miss Alcock gezeigt hat, der Verdauung dienen, und diejenigen, welche den Schleimüberzug über die Kiemen bilden. Im histologischen Bau ist kein auf den ersten Blick wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Arten vorhanden. Nur in ihrer Protoplasmastruktur ist eine Verschiedenheit zu bemerken. Die Schleim bereitenden Zellen zeigen einen grobwabigen Bau, wie auch aus den Abbildungen von Schaffer zu ersehen ist. Die andern Zellen nun, die ich diesen als »Körnerzellen« gegenüberstellen möchte, zeigen einen mehr kompakteren, aus einzelnen, dickeren Fädchen bestehenden Zellinhalt. Was nun die Verbreitung dieser Drüsen anbetrifft, so sind erstere namentlich am Grunde der oberen Kiemenblättchen zu beobachten, sie erfüllen hier ihren Zweck, indem sie die Oberfläche mit Schleim bedecken. Die andern Zellen kommen hauptsächlich am Anfange des Ösophagus in der dorsalen Wand desselben vor und haben hier die Bedeutung, die ihnen Alcock beilegt. Einen Übergang dieser beiden Arten von Drüsenkomplexen habe ich nicht konstatieren können, ich sah immer, daß ein Drüsenkomplex Schleim absonderte, während die andre Art das pepsinartige Ferment lieferte, niemals jedoch, daß in demselben Drüsenorgan beide Sekrete sich vorfanden. Ebenso fand ich, daß die oben geschilderte Lage dieser beiden Arten von Drüsen konstant ist.

Was nun das Sekret der Drüsen im Kiemendarm von *Petromyzon* anbetrifft, so beschreibt es Nestler als Schleim. Mit Hilfe von Thionin und Methylenblau konnte ich jedoch feststellen, daß diese Drüsen kein schleimartiges Sekret absondern. Durch physiologische Versuche nun konnte ich nachweisen, daß ein pepsinartiges Sekret vorhanden ist, wir haben es hier also auch mit Eiweißdrüsen zu tun.

Die weiteren physiologischen Versuche, die ich, wie Alcock bei *Ammocoetes*, mit den Drüsenfermenten der verschiedenen Darmabschnitte von *Petromyzon* anstellte, zeigten, daß auch hier ein pepsinratiges Ferment sehr verbreitet ist, und zwar in demselben Maße wie bei *Ammocoetes*. Auch hier sondert der Kiemendarm, die Leber, der Mittel- und Enddarm vorzugsweise ein solches Sekret ab. Zwar nicht in derselben Masse, sondern ich sah, daß die Leber das stärkste pepsinhaltige Ferment lieferte, ihr folgt der Kiemendarm und die

Mundhöhlendrüsen, alsdann der Mitteldarm, der Enddarm schließlich zeigt kaum eine Spur dieses Fermentes. Hieraus sehen wir, daß das pepsinartige Ferment bei den Petromyzonten nicht auf jene Lokalitäten, die es bei höheren Wirbeltieren einnimmt, beschränkt ist. Hieran anschließend, möchte ich noch mitteilen, daß ALCOCK mit den Fermenten der Drüsen der äußeren Haut physiologische Versuche anstellte, die ergaben, daß auch hier ein pepsinartiges Ferment vorhanden ist. Da es von Interesse war, zu sehen, ob bei *Petromyzon* die gleichen Verhältnisse vorlagen, stellte auch ich solche Versuche an und erhielt dieselben Resultate. Um zu sehen, ob auch bei Fischen ein derartiges Ferment in der äußeren Haut sich vorfinde, machte ich die gleichen Versuche mit der Haut und der Mundschleimhaut von *Barbus fluviatilis*, jedoch fand ich hier nichts Ähnliches. Ob bei andern Fischen ähnliche Verhältnisse vorliegen, müssen weitere physiologische Versuche aufklären.

In folgendem will ich die Entstehung der Drüse zu erklären versuchen. Da in der Drüsenbildung der Mundhöhle ein steter Wechsel stattfand, so ist es für viele Drüsen nicht möglich, ihre Entstehungsgeschichte durch die Reihe der Wirbeltiere zu verfolgen. Dieses gilt auch für die Drüsen der Petromyzonten.

Betrachten wir nun die Fische, so fehlen ihnen, wie schon in der Einleitung erwähnt, mehrzellige zusammenhängende Mundhöhlendrüsen, was die Drüsen, die in einer ventralen Rinne der Mundhöhle von *Muraena* liegen, vorstellen, müssen weitere Untersuchungen klarlegen.

Aber nicht nur den Fischen ist der Mangel an Mundhöhlendrüsen in Gestalt mehrzelliger zusammengesetzter Organe eigentümlich, sondern sämtliche Wirbeltiere, die ihre Nahrung im Wasser aufnehmen, zeigen ein ähnliches Verhalten. So sehen wir, daß bei den Amphibien die Mundhöhlendrüsen erst bei der Metamorphose, also beim Übergange zum Landleben auftreten. Bei den Reptilien weist HOFFMANN nach, daß bei den Seeschildkröten keine zusammengesetzten Mundhöhlendrüsen vorhanden sind, wohl aber bei den Landschildkröten. Ebenfalls sehen wir bei den Vögeln, daß wenn sie ihre Nahrung vorzugsweise im Wasser aufnehmen, die Mundhöhlendrüsen rudimentär werden, so z. B. bei verschiedenen Arten der Anseres. Bei den Säugetieren finden wir etwas Ähnliches in der Gruppe der Cetaceen. Es ist daher merkwürdig, daß wir bei den Petromyzonten, die doch durchaus Wassertiere sind, so wohlentwickelte Mundhöhlendrüsen finden. Ziehen wir jedoch die Lebensweise der Tiere hinzu, so ist dies

vielleicht verständlich. Wie bekannt saugen sich die Petromyzonten an, entweder an ihre Nahrung oder aber in der Ruhe an Steine, Holz usw. Der Strom des Atemwassers geht durch die Kiemenspalten hinein und heraus, das Wasser kommt also mit der Mundhöhle selten, nur bei der Vorwärtsbewegung der Tiere in Berührung. Infolgedessen ist der Schlund der Petromyzonten bei der Nahrungsaufnahme in demselben Zustand, wie derjenige, der auf dem Lande lebenden Tiere. Dieselben Verhältnisse, die bei letzteren die Bildung von Drüsen in der Mundregion veranlaßten, können auch hier in Betracht gekommen sein. Das Sekret einer größeren Drüse kann in der Mundhöhle der Petromyzonten eine Wirkung ausüben, es kann verdauend auf die Nahrung einwirken, während bei den übrigen Fischen, die ihre Nahrung zugleich mit dem Atemwasser aufnehmen, das verhältnismäßig wenige Sekret in dem Wasser so verdünnt würde, daß eine Wirkung desselben vollständig ausgeschlossen sein würde. Diesen Drüsen kommt jedoch nicht nur die Funktion zu, welche dieselben bei landlebenden Tieren besitzen, die Verdauung einzuleiten, sondern eine andre, sehr wichtige Funktion besteht darin, die Zähne zu unterstützen. Hierfür spricht, daß die Drüse an der Basis eines Zahnes ausmündet und es in der Gewalt des Tieres liegt, die Drüsenflüssigkeit auszustoßen. Vergleicht man ferner die Zähne der Myxinoiden mit denen der Petromyzonten, so findet man, daß die der ersteren bedeutend schärfer und in größerer Anzahl vorhanden sind. Die Lebensweise der Tiere ist jedoch dieselbe, beide Tierarten vermögen ihre Opfer schnell abzunagen. Auch hieraus geht hervor, daß die Drüse jene oben angeführte Beziehung zu den Zähnen hat.

Zu den Speicheldrüsen sind diese Gebilde nicht zu rechnen. Obwohl Hüfner und andre Forscher in neuerer Zeit gezeigt haben, daß sich in den Speicheldrüsen Spuren von Eiweiß nachweisen lassen, so zeigen doch die Mundhöhlendrüsen der Petromyzonten einen von diesen Drüsen ganz verschiedenen Bau, ferner läßt sich kein diastatisches Ferment nachweisen, auch reagieren diese Drüsen schwach sauer im Gegensatz zu den Speicheldrüsen, welche schwach alkalisch sind.

Ob die Drüsen »die Körnerzellen« der Myxinoiden, die ich oben erwähnt habe und die den einzelligen Drüsen im Kiemendarm von *Petromyzon* ähnlich sind, eine gleiche Bedeutung wie die Drüsen im Ösophagus von *Ammocoetes* haben, konnte ich nicht feststellen, da es hierzu physiologischer Versuche bedarf. Es ist aber höchst wahrscheinlich, daß ihnen die gleiche Funktion zukommt.

Das Vorkommen von mehrzelligen komplizierten Drüsenbildungen, die mit der äußeren Haut in direkter Beziehung stehen, ist, wie schon oben erwähnt, bei Fischen ein sehr beschränktes. Ich will daher kurz am Schluß meiner Arbeit jene wenigen Fälle noch anführen und einige Untersuchungen, die ich über dieselben anstellte, hinzufügen.

Bei den Myxinoiden finden wir eigentümliche drüsenartige Gebilde in der Seitenlinie des Tieres, in jedem Myomer befindet sich ein solcher »Schleimsack«, welche im stande sind, den ganzen Körper des Tieres mit Schleim zu überziehen, und so eine Schutzeinrichtung darstellen. Diese Drüsen bilden kleine Schläuche, welche mit je einer Öffnung nach außen münden. Die Mündung wird von der Epidermis der Haut ausgekleidet, das Epithel des Drüsensacks weist zwei Arten von Zellen auf. Große Zellen, welche kein drüsenähnliches Aussehen haben und kleinere, welche einen dicht zusammengeknäuelten Faden enthalten, aus welchen das schleimartige Sekret zusammengesetzt ist.

Ferner gehören hierher jene drüsenartigen Organe in der Schnauzenregion von *Chimaera monstrosa*. Diese Gebilde jedoch sind noch unbekannt. Ich konnte leider diese Untersuchungen nicht zu Ende führen, da mir nicht gut konserviertes Material zur Verfügung stand. Hoffe aber in nächster Zeit auch einiges hierüber veröffentlichen zu können.

Alsdann kommen hier noch jene Drüsen in Betracht, die sich an den im Dienste der Geschlechtsorgane umgebildeten Flossen der Männchen der Selachier befinden.

Für die Untersuchungen dieser Gebilde verwandte ich *Acanthias vulgaris*, *Raja clavata*, *Raja batis*. Die Organe waren teils in Sublimat-Essigsäure, teils in Formol konserviert, doch war für genauere histologische Untersuchungen nur das erstere zu gebrauchen.

Ich kann mich hier, da es nicht in den Rahmen der Arbeit passen würde, auf die Anatomie des Skelettes der hinteren Flossen nicht einlassen, sondern verweise in dieser Beziehung auf die Arbeiten von Petri (30) und Jungersen (31, 32).

Der histologische Bau dieser Drüsen unterscheidet sich nach meinen Untersuchungen nach zwei Richtungen. Bei *Acanthias* und *Scyllium* finden wir ein Konglomerat von einzelligen Drüsen, welche alle gemeinsam in einen großen Hohlraum münden. Es erinnern diese Verhältnisse an diejenigen, welche wir oben bei den Mundhöhlendrüsen der Petromyzonten vorfanden, einen Drüsensack, dessen inneres Epithel fast ausschließlich von einzelligen Drüsen gebildet wird. Bei den

Rajidae dagegen zeigen sich wohlausgebildete zusammengesetzte tubulöse Drüsen.

Acanthias und Scyllium.

Was die Lage der Drüsen anbetrifft, kann ich die Ergebnisse von Petri bei *Acanthias* bestätigen (Fig. 17). Auf der lateral-dorsalen Seite des Pterygopodiums befindet sich eine Rinne, hervorgerufen durch die Muskulatur und ausgekleidet von der Epidermis, welche hier wieder Epithel zeigt und keine Placoidschuppen, wie sonst. Dieselbe steigt an ihrem Ende etwas abwärts und mündet hier in einen Drüsensack. Derselbe ist zunächst eng und röhrenförmig, erweitert sich allmählich und zieht direkt unter der Epidermis der ventralen Seite des Pterygopodiums bis an den Beckengürtel hin, wo er blind endigt. Die Drüsen der beiden Flossen stoßen hier bei ausgewachsenen Exemplaren aneinander, ein Verhalten, wie es Petri nur bei *Scyllium* vorfand. Die Länge der Drüsen ist nicht konstant, sondern richtet sich wahrscheinlich nach dem Alter des Tieres, d. h. ob es ausgewachsen oder nicht. Während Petri eine Länge von 4 cm und eine Breite von 0,9 cm fand, hatten die Drüsen meiner Exemplare 5—6 sogar über 6 cm Länge und 1—2 cm Breite.

Die Lagebeziehungen bei *Scyllium* sind ähnlich, doch muß ich hier ganz auf die Arbeit von Petri verweisen, der folgendes darüber sagt:

»Als Ausführungsgänge der Drüse dienen eine innere geschlossene Röhre, welche von drei Knorpelstäben gebildet wird, und eine durch eine breite Hautfalte gebildete äußere Rinne, welche vermittelst eines vorn über der Öffnung der inneren Röhre befindlichen Loches mit dem Drüsenschlauch kommuniziert.« »Dieser äußere aus Weichteilen gebildete Kanal und die innere knöcherne Rinne teilen sich in das Geschäft der Ausfuhr des Drüsensekretes.« »Die Glandula pterygopodii stellt wie bei *Acanthias* einen einfachen muskulösen Schlauch dar, der unmittelbar unter der Haut auf der ventralen Fläche der Flosse aufliegt und eingebettet ist in losem blutgefäßreichem, subcutanem Bindegewebe, welches zugleich als Bindemittel zur Befestigung der Drüse in ihrer Lage dient. Die Drüse erstreckt sich bei den Scyllien noch weiter über den Beckengürtel hinaus als bei *Acanthias*, und besitzt eine Länge von ungefähr 7 cm bei *Scyllium catulus* und von 3,2 cm bei *Scyllium canicula*. Die Drüsen beider Pterygopodien sind in der Medianebene oberflächlich verwachsen, so daß sie leicht voneinander geschieden oder lospräpariert werden können. Nach hinten zu, wo sie bald in den ausführenden Kanal münden, verengen

sie sich plötzlich und gehen getrennt in den häutigen sehr kurzen Schlauch über, vermittels dessen sie über den Öffnungen der Röhre befestigt sind. In der Mitte haben sie eine Breite von ungefähr 1,6 cm und eine Dicke von ungefähr 0,6 cm. Die Muskelschicht der Drüse ist bei den Scyllien bedeutend mächtiger als bei *Acanthias*, im übrigen bleibt sich jedoch ihre Beschaffenheit ganz gleich.«

Histologischer Bau.

Die Drüse hat die Form eines ungefähr überall gleich breiten Sackes, der von dorsal nach ventral zusammengedrückt ist. Auf zur Längsachse der Drüsen senkrechten Querschnitten sieht man die Innenseite des Drüsenschlauches von einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet (Fig. 19); daß sich hier ein Epithel zeigt, welches aus mehreren Schichten besteht, erklärt die Entwicklungsgeschichte. Die Drüse ist eine Einstülpung der äußeren Haut. Auf der dorsalen Seite der hinteren Flosse eines männlichen *Acanthias*-Embryo befindet sich eine Rinne, diese stülpt sich bei der Weiterentwicklung des Tieres ein und schiebt sich durch die Muskulatur hindurch nach der ventralen Seite, schnürt sich ab und gibt den Zusammenhang mit der äußeren Haut auf. Dies ist der Anfang des oben geschilderten Drüsensackes, derselbe vergrößert sich namentlich nach vorn hin, bis er seine definitive Lage und Ausdehnung erreicht hat.

Auf einer zur Höhe des Epithels (Fig. 19) dünnen Membrana propria lagern sich Zellen, die der unteren Schicht der Epidermis entsprechen und sich durch einen Kern auszeichnen, der sehr viel kompaktes Chromatin enthält.

Ob diese Zellschicht aber eine cambiale Zone für die Drüsen darstellt, d. h. ob sich aus diesen Zellen Drüsen entwickeln, nachdem die Drüsenzellen, die ihr Sekret ausgeschieden haben, zu Grunde gegangen sind, habe ich nicht feststellen können. Ich kann mich dieser Meinung Petris, daß hier eine cambiale Zone für die Drüsen besteht, nicht anschließen, da ich niemals zugrunde gehende Drüsenzellen sah, wie auch niemals Kernteilung beobachtete. Meine Ansicht ist, daß die Drüsenzellen zeitlebens persistieren, denn ich sah, daß Zellen wieder anfingen Sekret zu bilden. Auch habe ich nicht feststellen können, daß diese unteren Zellen zart gestrichelt erscheinen, wie Petri es angibt. Auf diese untere Schicht von Zellen folgen mehrere, welche ähnlich gebaut sind, nur daß ihre Gestalt unregelmäßig polygonal ist. In diesen Zelllagen eingebettet befinden sich die Drüsenzellen. Ihre Lage ist jedoch nicht auf die oberste und mittlere

Schicht beschränkt, sondern sie durchsetzen das ganze Epithel und reichen manchmal bis zur Membrana propria hinunter. Niemals entbehrt eine Strecke Epithel vollständig jener Drüsen, sondern sie sind stets in so großer Anzahl vorhanden, daß es dem Beobachter zuerst erscheint, als hätte man es hier mit einem einschichtigen Epithe zu tun.

Die Drüsenzellen haben die Form einer weitbauchigen Flasche (Fig. 19), dieselbe wird dadurch bedingt, daß die Drüsen von Deckzellen an ihrer Oberfläche umgeben sind, so daß sie nur mit einem kleinen engen Kanal, dem Hals der Flasche, wenn man das Bild weiter gebraucht, in das Lumen des Drüsensackes münden. Betrachtet man die innere Oberfläche des Drüsensackes, so sehen, wie Petri sehr betreffend bemerkt, die Ausführungsöffnungen der einzelnen Drüsen wie Spaltöffnungen eines Blattes aus. Diese Deckzellen der Drüsen, welche der obersten Schicht des Epithels angehören, haben eine unregelmäßige polygonale Gestalt, sind nach der Oberfläche etwas ausgebuchtet und zeigen einen deutlichen Cuticularsaum, der fein gestrichelt erscheint und an seiner Oberfläche zackig ausläuft. Derselbe läßt bei geeigneter Einstellung die einzelnen Abschnitte der Zellen erkennen, ein Beweis, daß auch hier jede einzelne Zelle ihre Cuticula besitzt und letztere nicht eine homogene Schicht über alle Zellen hinweg darstellt. Die Meinung Petris, daß diese oberen Zellen vielleicht der Zellenmembranen entbehren, ist wohl leicht zu erklären. Der Inhalt dieser Zellen ist stark gekörnt und läßt die Zellgrenzen verwischt erscheinen. Dieselben sind aber stets vorhanden. Die Membranen der Drüsenzellen sind im Verhältnis zur Größe der Zelle stärker, wie die der umliegenden kleinen Zellen. Dem Beobachter erscheinen sie jedoch auf den ersten Blick besonders stark, auch Petri gibt dies an. Auf sehr dünnen Schnitten jedoch sieht man, daß sich zwei Drüsenzellen niemals berühren, immer liegen Zellen dazwischen (Fig. 19). Die Drüsen liegen also immer in einem Polster von Zellen. Diejenigen, welche zwischen den Drüsenzellen liegen, können oft sehr fein ausgezogen sein. Der Kern der Drüsenzelle, welcher je nach der Tätigkeit derselben ein verschiedenes Aussehen haben kann, liegt entweder am Grunde oder in der Mitte des Zellleibes, immer jedoch dicht an der Zellmembran, niemals mitten im Protoplasma.

Der Drüsensack ist von verschiedenen Schichten Bindegewebe und Muskulatur eingehüllt (Fig. 18). An die Membrana propria schließt sich eine Bindegewebsschicht an, in welcher zahlreiche

Blutgefäße verlaufen. Direkt unterhalb der Membrana propria sieht man glatte Muskelfasern in ziemlich zahlreicher Menge. An das Bindegewebe schließt sich eine Lage Längsmuskulatur an und dieser folgt eine Ringmuskulatur. Eingehüllt ist der ganze Drüsensack wieder von einem Bindegewebe, in dem zahlreiche Blutgefäße verlaufen.

Die Verhältnisse bei *Scyllium* sind nach Petri dieselben wie bei *Acanthias*.

Rajidae. Raja clavata, Raja batis.

Die Drüse der Rochen unterscheidet sich wesentlich von derjenigen bei *Acanthias* und *Scyllium*. Haben wir es dort mit einem Konglomerat einzelliger Drüsen zu tun, so sehen wir hier eine wirkliche zusammengesetzte tubulöse Drüse. Die Lagebeziehungen derselben sind die gleichen, wie bei *Acanthias*. Auf der ventralen Seite des Pterygopodiums, in dem Teil, der von den Flossenstrahlen gebildet wird, liegt direkt unter dem Integument die Drüse. Diese Drüse setzt sich aus zwei verschiedenen Teilen zusammen, dem Drüsensack und in diesem liegend dem eigentlichen Drüsenkörper (Fig. 20). Der Sack besteht hauptsächlich aus Muskulatur, letztere differenziert sich in zwei Teile, einen dorsalen und einen ventralen. Der dorsale Teil der Muskulatur liegt eng an dem Drüsenkörper an, während der ventrale durch einen Hohlraum von demselben getrennt wird. Dieser Hohlraum ist von einem Epithel ausgekleidet, welches dem der Ausführungsrinne entspricht. Gegen das untere Ende des Sackes öffnet sich derselbe und geht hier in die Ausführungsrinne über, welche wie bei *Acanthias* gebaut ist. Die Form des Drüsensackes ist im allgemeinen eiförmig, wie auch die Gestalt des eigentlichen Drüsenkörpers eine ähnliche ist. Auf der ventralen Seite des letzteren sieht man eine Rinne, die mit eigentümlichen Zäpfchen besetzt ist. Auf diesen Zäpfchen münden die Tubuli des Drüsenkörpers aus. Wie Petri feststellte und ich auch bestätigen kann, beläuft sich die Anzahl der Wärzchen durchschnittlich bei den verschiedenen Spezies auf etwa 60. Sie liegen in Reihen hintereinander, aber in unregelmäßiger Anzahl nebeneinander, manchmal zu zwei und drei wie Petri beobachtete, aber auch zu vier und mehreren, namentlich an der der Mündung entgegengesetzten Seite ist dies der Fall, während sie in der Nähe der Ausführungsöffnung nur zu zweien stehen. Wie auch bei *Acanthias*, so richtet sich die Länge der Drüse nach dem Alter des Tieres und wechselt demnach bei den Exemplaren.

So fand ich bei *Raja clavata*, daß die ganze Drüse eine Länge von 4—7 cm und eine Breite von 1—3 cm besaß. Der eigentliche Drüsenkörper maß 2—5 cm in der Länge 0,5—2 in der Breite. Die Verhältnisse bei *Raja batis* waren fast genau dieselben.

Histologischer Bau.

Der eigentliche Drüsenkörper. Auf einem zur Längsachse des Körpers senkrechten Querschnitte zeigen die Tubuli ein verästeltes Bild, radiär ausstrahlend verzweigen sie sich dichotomisch nach der Peripherie zu, wo sie blind endigen, die Drüse bietet so ein Beispiel für eine wohl ausgebildete tubulöse Drüse, wie auch aus dem Schema (Fig. 21) zu ersehen ist.

Zwischen den einzelnen Tubuli befinden sich Bindegewebsfasern, in welchen zahlreiche Blutgefäße verlaufen, erstere besitzen eine Dicke von durchschnittlich 26 μ. Die Annahme Petris jedoch, daß diese Fasern der Kerne entbehren, ist wohl eine irrtümliche, denn auf dünnen Schnitten (Fig. 22) sieht man in den Fasern sehr langgestreckte Kerne, welche ein ähnliches Aussehen, wie diejenigen glatter Muskelfasern haben, es ist jedoch keine solche Muskulatur vorhanden. Die einzelnen Tubuli besitzen ein einschichtiges ziemlich hohes Epithel (Fig. 22). Die Zellen desselben haben eine ungewöhnliche Gestalt, an ihrem Grunde gewöhnlich langgestreckt und sehr schmal, sind sie an ihrer Spitze karaffenartig ausgebuchtet. Aber nicht nur äußerlich, sondern auch ihrer Funktion nach kann man an der Zelle zwei Abschnitte unterscheiden, den oberen sekretorischen Teil, in welchem das fertige Sekret sich befindet, den unteren plasmatischen Teil, wo wir das Protoplasma und den Kern vorfinden (Fig. 22). Der Kern ist im Verhältnis zur Größe der Zelle klein, sowie auch bedeutend kleiner als der Kern der Drüsenzellen bei *Acanthias*. Das Protoplasma ist feinkörnig und zeigt an der Übergangsstelle zum sekretorischen Teil sehr häufig Vakuolen. Hier ist wahrscheinlich die Bildungsstelle des Sekretes, denn ich sah niemals eine Zelle, welche nur Sekret enthielt, wie auch keine solche, deren Inhalt nur aus Protoplasma bestand. Der Meinung Petris, wonach die Zellen sich ablösen und nach einmaliger Sekretion zu Grunde gehen sollen, kann ich mich nicht anschließen. Obgleich er in den Hohlräumen der Tubuli abgelöste Zellen vorfand, so muß ich hier doch annehmen, daß bei seinem Material schon Zerfall eingetreten war, was man namentlich auch nach seiner Zeichnung von dem Epithel der Tubuli schließen kann. Auch ich habe solche Präparate bekommen, bei denen schon

Mazeration sich zeigte, und wo man die Tubuli mit abgelösten Zellen angefüllt sah, anderseits sah ich auf Schnitten, die von Sublimat-Essigsäure-Material angefertigt waren, Bilder wie Fig. 22 zeigt. Da ich niemals Kernteilung beobachtete, und wir hier es nur mit einem einschichtigen Epithel zu thun haben, so müssen auch hier die Drüsenzellen zeitlebens in Funktion sein. Die Meinung Petris, daß die Zellen aus der faserigen Schlauchwand sich erneuern, kann wohl kaum aufrecht erhalten werden.

Die Tubuli münden gemeinsam auf Zäpfchen in den Hohlraum, welcher von dem Drüsenkörper und dem Sacke gebildet wird (Figg. 20 und 21). Dieser Hohlraum wird, wie oben schon erwähnt, von einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, in welchem vereinzelt einzellige Drüsen vorkommen, wie man sie auch in der äußeren Haut wohl findet. Diesem Epithel folgt ein blutgefäßreiches Bindegewebe, an welches sich dann die Ringmuskulatur anschließt, diese kann man ihrer Funktion nach in zwei Teile gliedern, in die Muskulatur des Drüsenkörpers, welche dazu dient, das Sekret in den Hohlraum zu fördern, und in die des Sackes, welche das Sekret in die Ausführungsrinne preßt.

Über den chemischen Bau des Sekretes dieser Drüsen der Selachier kann ich nur soviel sagen, daß es kein Schleim (Mucin) ist, denn die charakteristischen Färbungen, Methylenblau, Thionin, Eisen, bleiben aus. Die genauere chemische Zusammensetzung dieses Sekretes ist weiter nicht bekannt.

Die physiologische Bedeutung ist wohl folgende. Zur Begattungszeit sind die Drüsen in sehr lebhafter Funktion. Die Pterygopodien können mit Hilfe zweier Muskeln zusammengeklappt werden, um in die Scheide des Weibchens eingeführt zu werden. Das Sekret dieser Drüsen nun breitet sich über die Haut der Pterygopodien aus, welche mit Placoidschuppen besetzt ist, es hat daher wohl die Bedeutung, die Haut zu glätten und geschmeidig zu machen, um ein schnelles Einführen des Pterygopodiums in die Scheide zu ermöglichen.

Petri vergleicht dann noch die Pterygopodiendrüse der Selachier mit der Bürzeldrüse (Glandula uropygii) der Vögel. Meiner Ansicht nach kann jedoch nur ein Vergleich in physiologischer Hinsicht gemacht werden. In welcher Beziehung jedoch die Sekretion dieser beiden Drüsen zueinander stehen, kann ich nicht sagen, da ich die genaue Zusammensetzung des Sekretes der Pterygopodiendrüse nicht kenne. Der Meinung Petris, daß es sich hier wahrscheinlich auch um eine Talgdrüse handele, weil nach den Zeichnungen

Kossmanns (35) im histologischen Bau Übereinstimmungen zwischen den beiden Drüsen herrschen, kann ich mich nicht anschließen, denn die Bürzeldrüse bildet sich erst bei den Vögeln aus und ist nur diesen charakteristisch, entwicklungsgeschichtlich ist es nicht möglich, die Glandula uropygii in irgend welche Beziehung zu andern Drüsen zu bringen.

Aus obigen Untersuchungen sehen wir, daß die Haut der Wassertiere im allgemeinen der mehrzelligen Drüsen entbehrt. Der Grund für dieses Verhalten der Epidermis ist in dem Medium, in dem die Tiere leben, zu suchen. Das Sekret einer Drüse würde durch das Wasser so verdünnt, daß es seine Wirkung verlieren würde. Es wäre daher im allgemeinen zwecklos, wenn sich hier komplizierte Drüsenbildungen vorfänden. Einen Beweis für diese Annahme kann man in den Drüsen der Cetaceen sehen. Als Säugetiere sind sie mit komplizierten Drüsenbildungen versehen, infolge des Wasserlebens dieser Tiere werden dieselben jedoch nur embryonal angelegt und entwickeln sich nicht weiter, sie sind rudimentär geworden. Derselbe Grund erklärt auch das Fehlen der Mundhöhlendrüsen, wie oben näher erörtert wurde. Die Epidermis ist jedoch nicht unfähig mehrzellige komplizierte Drüsen zu bilden. Unter gewissen Umständen können auch bei den Fischen solche Organe entstehen, wie wir es bei den Petromyzonten, den Myxinoiden, *Chimaera* und den Selachiern gesehen haben, ferner würde man auch die noch wenig untersuchten Giftdrüsen verschiedener Acanthopterygier hierher zu rechnen haben. Hieraus sehen wir also, daß nicht nur den höheren Wirbeltieren komplizierte Drüsenorgane der Haut zukommen, sondern in allen Klassen derselben solche Gebilde entstehen können. Es ist daher erklärlich, daß es fast unmöglich ist, die einzelnen Drüsenbildungen entwicklungsgeschichtlich aufeinander zu beziehen, da ein stetiger Wechsel in der Bildung dieser Organe stattfand und wohl noch stattfindet.

Am Ende meiner Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Blochmann, für das mir stets entgegengebrachte Wohlwollen, sowie für die zahlreichen Unterstützungen meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Tübingen, im März 1902.

Literaturverzeichnis.

1. E. Home, Lectures on comparative Anatomy. 1819—1825. Bd. II. Tafeln.
2. Rathke, Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1825.
3. —— Über den Bau der Pricken für Systematiker. Meckels Archiv. 1823. Bd. VIII.
4. Born, Über den inneren Bau der Lamprete. Heusingersche Zeitschrift. 1827.
5. J. Müller, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Akad. Abhandl. Berlin 1834. p. 284.
6. Mayer, Über den Bau von Petromyzon marinus. Annal. für vergl. Anat. Bonn 1835.
7. C. G. Carus, Lehrbuch der vergleichenden Zootomie. II. Teil. 1834.
8. Siebold und Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. II. Teil. 1846.
9. Fürbringer, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Kopfskelettes der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. IX. 1875.
10. Krukenberg, Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung usw Unters. a. d. physiol. Institut Heidelberg. Bd. I. 1878.
11. A. Schneider, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879.
12. S. Legouis, Recherches sur le pancréas des cyclostomes usw. Compt. rend. de l'Acad. d. sciences. 1882. Bd. XCV.
13. P. Reichel, Beiträge zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrbücher. Bd. VIII. 1882.
14. P. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Verhandl. der Nat. Gesellsch. zu Freiburg. Bd. VI.
15. Ellenbergfr u. Hofmeister, Über die Verdauungssäfte und die Verdauung des Pferdes. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilk. Bd. VII. 1881
16. F. Leydig, Über Organe eines sechsten Sinnes. Nova Acta Acad. Leopold.-Carol. Bd. XXXIV.
17. F. E. Schulze, Über das Epithel der Kiemen der Batrachierlarven. Phys. Abh. der Akad. der Wissensch. zu Berlin. 1888.
18. E. Gaupp, Anatomische Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- u. Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.
19. K. Nestler, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. Inaugural-Dissertation. Leipzig 1890.
20. Vogt und Yung. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. II. Bd. 1894.

21. S. Mayer, Adenologische Mitteilungen. Anat. Anz. Bd. X. 1894.

22. J. Schaffer, Über das Epithel des Kiemendarmes von Ammocoetes, nebst Bemerkungen über intraepitheliale Drüsen. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XLV. 1895.

23. B. Solger, Über den feineren Bau der Glandula submaxillaris des Menschen, mit besonderer Berücksichtigung der Drüsengranula. Festschr. zum 70. Geburtstag von C. Gegenbaur. Bd. II. 1896.

24. Schreiner, Zur Histologie des Darmkanals bei Myxine glutinosa. Museums Aarborg. Nr. I. 1898.

25. Miss Alcock, On Proteid Digestion in Ammocoetes. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXXIII. 1899.

26. —— The digestive Processes of Ammocoetes. Proceedings of the Camb. phil. Society. Vol. VII.

27. V. v. Ebner, Köllikers Handbuch der Gewebelehre. 6. Aufl. Bd. III. 1899.

28. Oppel, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I, II, III.

29. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. II. 1901.

30. Petri, Die Kopulationsorgane der Plagiostomen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. 1878.

31. Jungersen, Danisch Ingolf Expedition. Bd. II. 1900.

32. Jungersen, Über die Bauchflossenanhänge der Selachiermännchen. Anat. Anz. Bd. XIV. 1898.

33. A. Retzius, Kongl. Vet. Ac. Handl. 1824.

34. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Archiv für mikroskop. Anat. Bd. III.

35. A. Kossmann, Über die Talgdrüsen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI. 1871.

36. M. Nussbaum, Über den Bau und die Tätigkeit der Drüsen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.

37. E. Yung, Recherches sur la Digestion des Poissons. Arch. zoolog. expér. 3ème série. Bd. VII. 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Zeichnungen, außer Fig. 1, 17, 18, 20 und 21, wurden mit dem Zeichenapparat nach Abbé angelegt.

Buchstabenerklärung:

A.O, Ausfuhröffnung der Drüse;
Ag, Musculus annulo-glossus;
B, Basilaris;
Ba, Basalmembran;
Bi, Bindegewebe;
Bu, Blutgefäß;
Ca, Cartilago annularis;
Cs, Cartilago semilunaris;
Cgr, M. copulo-glossus rectus;
Cobl, M. copulo-glossus obliquus;
Cus, Cuticularsaum;
D, Drüse;
DE, Drüsenepithel;
DG, Drüsengang;
DZ, Drüsenzelle;
Dkz, Deckzelle;
DK, Drüsenkörper;
E, Ethmoid;
Ep, Epithel;
F, Fascie;
F.B, Fascie des Basilaris;
G, Gehirn;
K, Kern;
M, Musculus hyomandibulari-glossus;
M.B, Muskelfasern des Basilaris;
L.M, Längsmuskulatur;
RM, Ringmuskulatur;
Mu, Muskulatur;
P, Papille;
P.T, protoplasmatischer Teil;
Pr.sp, Processus spinosus;
P.S, Pigmentschollen;
R, Rinne;
Sek, Sekretkörner;
S.T, sekretorischer Teil;
Z, Zunge;
Zst, Zungenstiel;
Zn, Zäpfchen.

Tafel XV und XVI.

Fig. 1—6. *Petromyzon Planeri.*

Fig. 1. Sagittalschnitt durch den Kopf. Kombiniertes Bild. Vergr. 10.

Fig. 2. Querschnitt in der Augengegend, die Drüse ist eben angeschnitten. Oc. I, Obj. 00.

Fig. 3. Querschnitt durch den Basilaris und den Zungenstiel, weiter vorn. Oc. I, Obj. A.

Fig. 4. Querschnitt durch den Zungenknorpel, ganz vorn in der Kopfregion. Oc. III, Obj. A

Fig. 5. Querschnitt durch Zunge und Papille. Oc. I, Obj. A.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Papille. Oc. I, Obj. A.

Fig. 7. Querschnitt durch die Drüse von *Petromyzon fluviatilis* in der mittleren Gegend, junges Tier. Oc. I, Obj. 00.

Fig. 8. Querschnitt durch die Drüse von *Petromyzon Planeri*, vordere Gegend, altes Tier.

Fig. 9. Drüsenepithel von *Petromyzon fluviatilis*. Oc. III, Obj. 1/12.

Fig. 10. Drüsenepithel von *Petromyzon Planeri*. Oc. III, Obj. 1/12.

Fig. 11. Epithel des Drüsenganges von *Petromyzon fluviatilis*. Oc. III, Obj. 1/12.

Fig. 12. Epithel der Mundhöhle von *Petromyzon fluviatilis*. Oc. III, Obj. 1/12.

Fig. 13. Epithel des Pharynx von *Petromyzon fluviatilis*. Oc. III, Obj. 1/12.

Fig. 14, 15, 16. Drüsen aus dem Epithel des Kiemendarmes von *Petromyzon fluviatilis*. Oc. III, Obj. 1/12.

Fig. 17. Pterygopodium mit Drüse von *Acanthias vulgaris*. $^1/_2$ verkleinert.

Fig. 18. Schema eines Querschnittes durch die Drüse von *Acanthias vulgaris*.

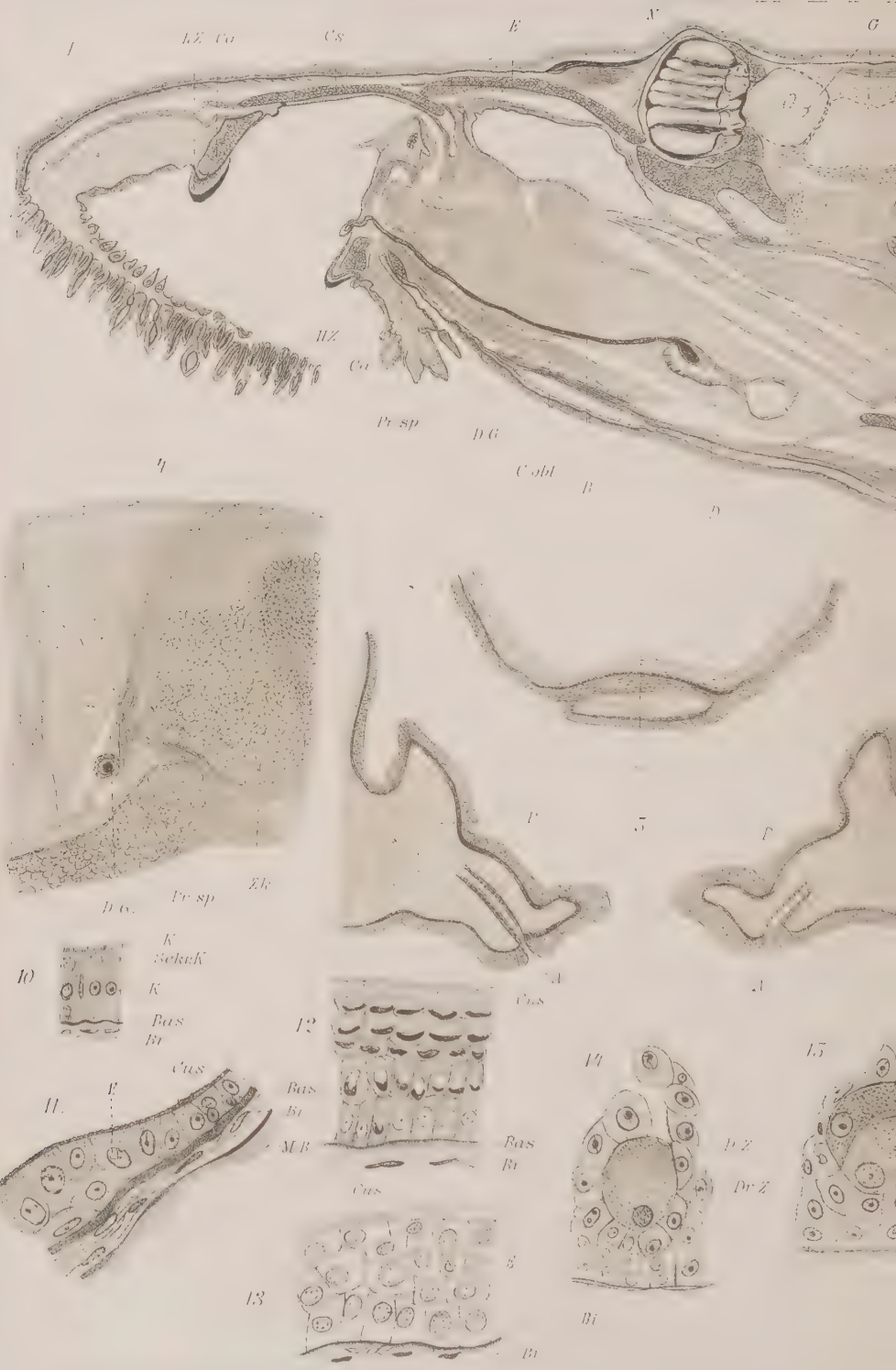
Fig. 19. Drüsenepithel von *Acanthias vulgaris*. Oc. II, Obj. 1/12.

Fig. 20. Drüsenkörper von *Raja batis*. Natürliche Größe.

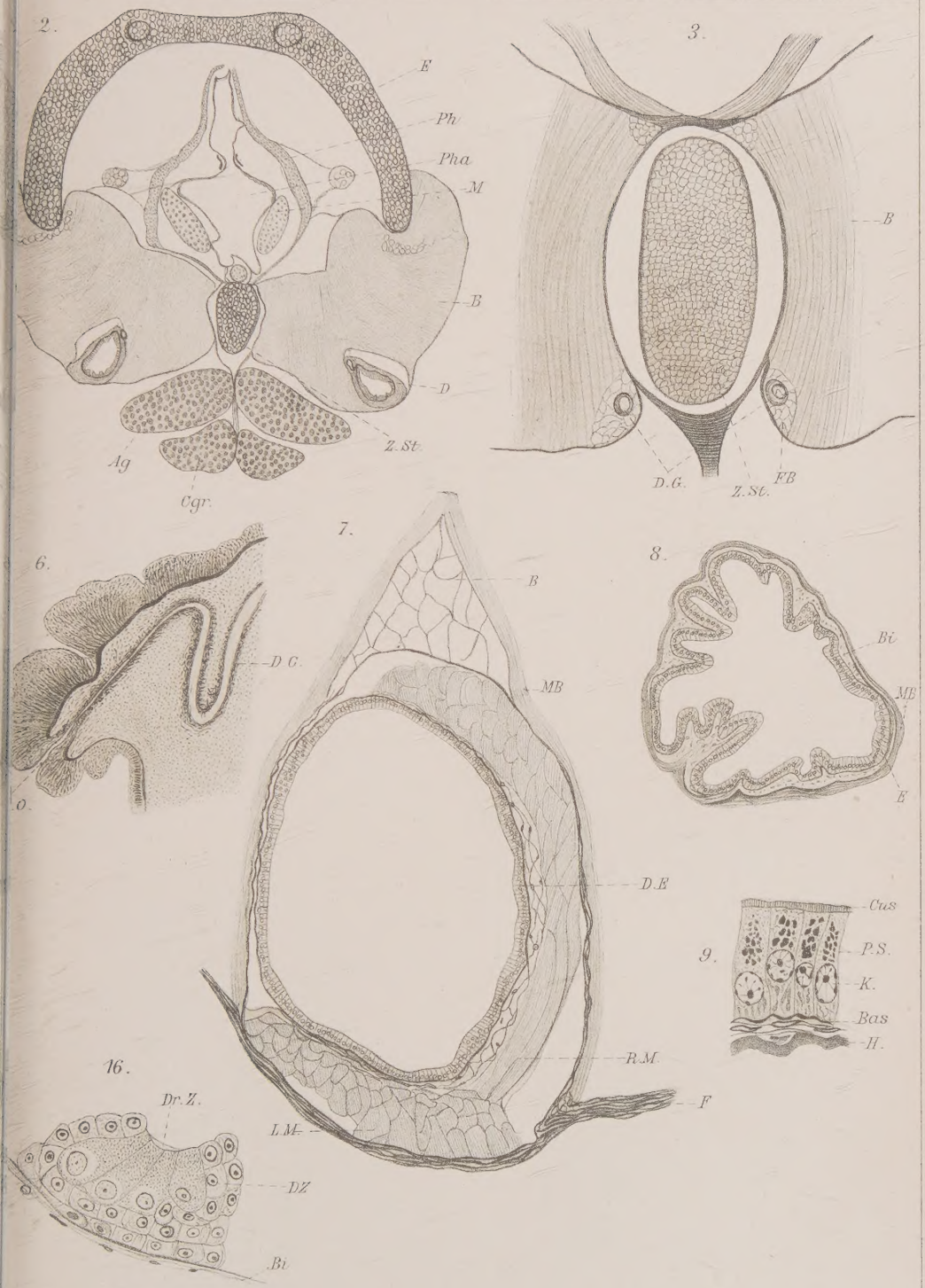
Fig. 21. Schema eines Querschnittes durch den Drüsenkörper von *Raja batis*.

Fig. 22. Drüsenepithel von *Raja batis*. Oc. II, Obj. 1/12.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


I
LZ
Co
Cs
E
X
G
HZ
Co
Pr sp
D G
C obl
B
D
4
Zk
D G
Pr sp
K
Sekrek
K
Bas
Bl
10
Cus
E
11
Bas
Bl
MB
12
Bas
Bl
Cus
13
Bl
14
D Z
Dr Z
Bl
15
A
A
P
S
P

Haack gez.



Lith. Anstv. E.A. Funke, Leipzig.

mann in Leipzig.

Fig. 17.

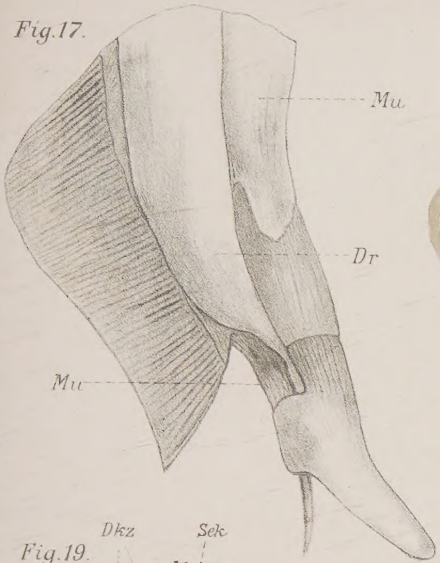


Fig. 18.

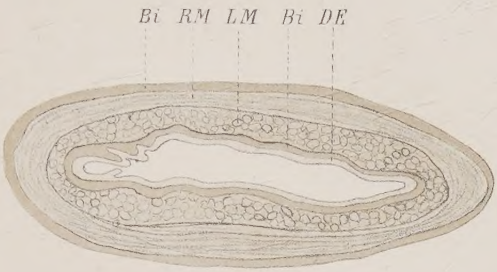


Fig. 19.

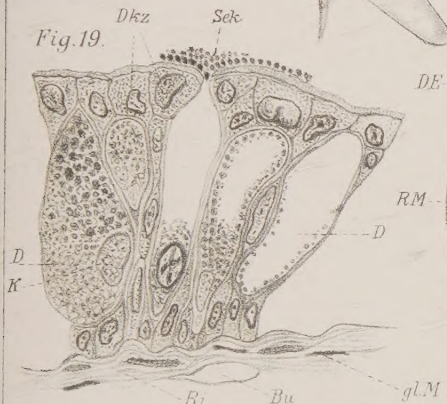


Fig. 21.

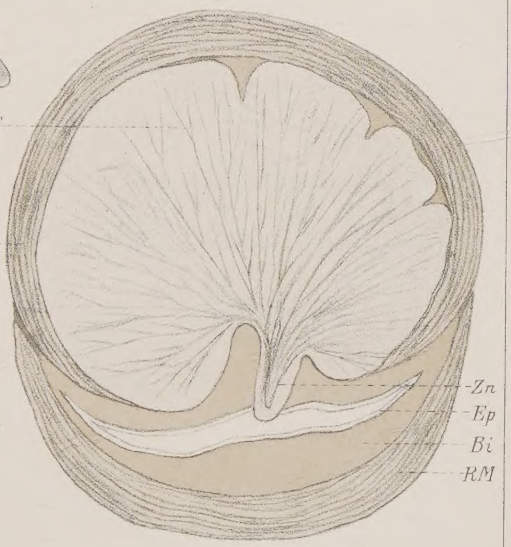
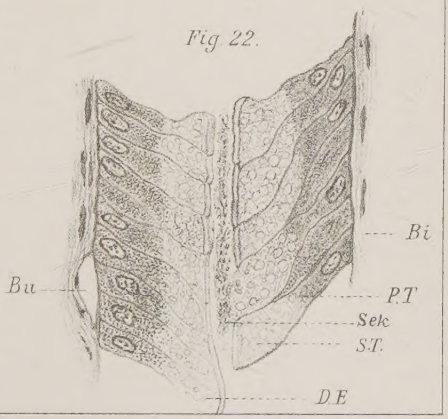


Fig. 20.

Fig. 22.



Haack gez. Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.